АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

IMPERIAL MYCOLOGICAL
22 OCT 1943
INSTITUTE

ТОМ XXVII

3–4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1942 ЛЕНИНГРАД

Ботанический журнал СССР том 27 (1942) № 3—4

## СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. Н. Ворошилов. Обзор видов *Chenopodium* L. из секции *Ambrina* (Spach) Hook. fil. . . . . 33

Н. А. Иванова. Ассимилирующие органы триб *Asparageae* и *Rusceae* 48

---

Journal Botanique de l'URSS Tome 27 (1942) № 3—4

## SOMMAIRE

Page

W. N. Woroschilov. Révision des espéces de *Chenopodium* de la section *Ambrina* (Spach) Hook. fil. . . . . 47

N. A. Ivanova. The assimilation organs in the tribes *Asparageae* and *Rusceae* . . . . . 75

---

Printed in Soviet Union

В. Н. ВОРОШИЛОВ

# Обзор видов Chenopodium L. из секции Ambrina (Spach) Hook. fil.

(Получено 16 IV 1941)

Эфирное масло, добываемое из некоторых видов мари из секции *Ambrina*, так называемое «американское противоглистное», или «хеноподиевое масло», является важным лечебным средством при разнообразных гельминтозах и в особенности при аскаридазе и анкилостомазе.

Несмотря на то, что в случаях применения хеноподиевого масла отмечены неприятные побочные явления, выражающиеся в тошноте, рвоте, боли в желудке, сонливости и особенно часто в более или менее длительной глухоте, оно быстро приобретает известность у терапевтов всего мира. В настоящее время эфирное хеноподиевое масло описано в фармакопеях 16 государств: Англии, Бельгии, Бразилии, Венгрии, Германии, Голландии, Дании, Испании, Мексики, Португалии, США, Финляндии, Франции, Швейцарии, Югославии и Японии, и его предположено ввести также в одно из ближайших изданий Фармакопеи СССР. Это обстоятельство заставляет активизировать внимание на вопросах подробного изучения хеноподиевого масла и создания соответствующей сырьевой базы в СССР, тем более что первоначальные опыты ряда научных учреждений по применению при гельминтозах хеноподиевого масла, полученного в советских условиях, дали положительные результаты.

Добывается эфирное масло при помощи перегонки с водяным паром при пониженном давлении из околоцветников и околоплодников при плодах или из верхушек растений, реже из целых растений.

Действующим веществом является пероксид аскаридол — $C_{10}H_{16}O_2$, причем в торговых сортах масла его содержится около 65%. Указывается, что в эфирном масле, кроме аскаридола, содержится: *n*-цимол, *l*-лимонен, α-терпинен, сильвестрен, α-камфара, изолимонен, сесквитерпеновый спирт, сафрол и др.

Обычно считают, что эфирное масло, пригодное для медицинских целей, получается от *Chenopodium anthelminticum* L., но, судя по различным описаниям и рисункам, имеющимся в американской хозяйственной литературе, можно думать, что для выработки эфирного масла используются и другие виды. В химической литературе (см. Wehmer, Die Pflanzenstoffe, I, 283—285, 1929) также отмечается, что, кроме указанного, эфирные масла других видов, например *Chenopodium ambrosioides* L., *Ch. suffruticosum* Willd., *Ch. spathulatum* Sieber, *Ch. obovatum* Moq., содержат достаточное количество аскаридола и применяются для антигельминтных целей.

Для выяснения этого вопроса в питомниках Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений была создана обширная коллекция видов мари из секции *Ambrina*, включающая до 60 номеров из разных мест происхождения. Попутно с выявлением хозяйственно ценных признаков у отдельных номеров (урожайность, скороспелость, содержание эфирного масла и аскаридола) выяснилась необходимость ботанико-систе-

матического изучения коллекции, так как были встречены формы, нигде ранее не описанные в литературе. Это тем более казалось целесообразным, что в русской и иностранной литературе до сих пор отсутствуют более или менее полные работы по систематике видов этой секции. В основу ботанико-систематической проработки, помимо живой коллекции и литературы, было положено изучение гербария Ботанического института АН СССР и гербария, полученного из Швейцарии от профессора П. Эллена. Большая помощь в работе мне была оказана профессором М. М. Ильиным, которому приношу глубокую благодарность.

Касаясь истории ботанико-систематического изучения видов мари из исследованной секции, следует отметить попытки ряда авторов (Spach, 1836; Moquin-Tandon, 1840; Philippi, 1857) выделить самостоятельный род *Ambrina* Spach, основываясь на строении семени, а также на наличии железистого опушения и сильного ароматического запаха. Очевидно, для выделения секции *Ambrina* в самостоятельный род данных недостаточно, и эту группу следует рассматривать в системе рода *Chenopodium* L., где она связана рядом переходов с остальными секциями этого рода.

Другие авторы (Aellen, 1929· Ulbrich, 1934) совсем не выделяют самостоятельных видов из секции *Ambrina*, а считают их подвидами, разновидностями и формами одного вида — *Chenopodium ambrosioides* L. Это противоречит современным понятиям о виде как о системе, отличающейся от других хотя бы близких видов какими-либо наследственно передающимися признаками и имеющей самостоятельный ареал. Система Эллена имеет и чисто практические неудобства. Так, обычная *Chenopodium ambrosioides* L., по терминологии Эллена, имеет очень громоздкое, пятичленное название, а именно — *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *typicum* (Speg.) Aellen f. *genuinum* (Willk.) Aellen. Подобные по громоздкости названия были предложены и для других видов этой секции.

В настоящее время секция *Ambrina* (Spach) Hook. fil. включает 12 видов. Ниже приводятся краткие исторические сведения об их возникновении.

В 1753 г. Linné описал первые два вида *(Chenopodium ambrosioides* и *Ch. anthelminticum),* отнесенные впоследствии к секции *Ambrina.* Оба вида характеризовались зубчатыми листьями, причем *Ch. anthelminticum* в отличие от *Ch. ambrosioides* имеет безлистные веточки соцветий.

В 1809 г. Willdenow выделил еще один вид — *Chenopodium suffruticosum,* основываясь главным образом на полукустарном характере стебля у этого вида. В своем описании Willdenow допустил ряд неточностей, вследствие чего многие европейские ботаники путали этот вид с *Ch. anthelminticum,* и только последующие исследования (см. Thellung, Journ. de Bot., XXII, 1909, и Fl. Adv. Montpell., 1912) помогли установить, к какому именно виду должно относиться данное название. Для *Ch. suffruticosum* характерны: наличие на стебле и листьях опушения из отстоящих длинных жестких волосков, выдающаяся сеть жилок на нижней поверхности листа, облиственные веточки соцветия, килеватые лопасти околоцветника при плодах. Мелкие семена и характерный габитус куста определяют близость этого вида к *Ch. ambrosioides* L., но у последнего отстоящее опушение обычно отсутствует, и доли околоцветника не килеватые. Описанный тем же автором вид *Ch. graveolens* относится к секции *Botryoides* C. A. M.

В 1811 г. Du Petit Thouars описал *Chenopodium tomentosum,* эндемичный вид для острова Тристан да-Кунья. Этот вид близок к *Ch. suffruticosum* Willd., но хорошо отличается от него характерной формой листьев и более густым войлочным опушением.

В 1825 г. Velloso под названием *Chenopodium Sancta-Maria* описал вид, который впоследствии оказался синонимом *Ch. ambrosioides* L.

В 1832 г. Schrader дал описание новому виду (*Chenopodium chilense),* который по опушению растения, облиственности веточек соцветия и форме

околоцветника приближается к *Ch. suffruticosum* Willd., но из-за наличия очень крупных семян должен быть выделен в особую группу.

В 1840 г. Moquin-Tandon описал вид, названный им *Ambrina obovata*. В этой же работе он дал описание двум видам, одному из которых еще раньше Jussieu (в гербарии Ventenat) присвоил название *Chenopodium retusum*, а другому Sieber (в гербарии Martinique, No. 92) — *Ch. spathulatum*. Из последнего вида Moquin-Tandon выделил разновидность — *Ambrina spathulata* β *platyphylla*, которая ничем существенным не отличается от основной формы. *Ch. spathulatum* имеет мелкие семена и доли околоцветника не килеватые, вследствие чего приближается к *Ch. ambrosioides* L., но в отличие от последнего имеет цельнокрайные листья и характерной лопастной формы листочки в соцветии. *Ch. retusum* имеет крупные семена, безлистные веточки соцветия и доли околоцветника не килеватые и в этом отношении приближается к *Ch. anthelminticum* L., но отличается наличием отстоящего опушения на стебле и величиной и формой листьев. Что касается *Ambrina obovata*, то этот вид идентичен *Ch. retusum* Juss.

В 1849 г. тем же автором были описаны четыре новые разновидности: *Chenopodium chilense* Schrad. β *angustifolium*, *Ch. ambrosioides* L. β *angustifolium*, *Ch. spathulatum* Sieber. γ *angustifolium*, Ch. *anthelminticum* L. β *hastatum*, причем *Ch. chil.* β *angustifolium* представляет собой форму *Ch. chilense* Schrad. с мелкими узкими листьями, а *Ch. ambrosioides* β *angustifolium* относится к подвиду вновь выделенного вида *Ch. integrifolium* Worosch. subsp. *ramosissimum* Worosch. и отличается от основной формы *Ch. integrifolium* восходящими ветвями и тонкими, длинными, изгибистыми веточками соцветия. При более детальном изучении эта форма, вероятно, может быть выделена в самостоятельный вид. Не имея гербарных образцов последних двух разновидностей, трудно достоверно судить об их таксономическом значении. Вероятно, *Ch. anthelminticum* β *hastatum* относится к виду из другой секции, а мадагаскарская *Ch. spathulatum* γ *angustifolium*, судя по описанию и местонахождению, вероятно, идентична *Ch. integrifolium* subsp. *ramosissimum*, так как *Ch. spathulatum* Sieber встречается только на Антильских островах и в прилегающих областях Южной Америки.

В 1857 г. Philippi описал *Ambrina denudata*, представляющую собой в лучшем случае разновидность *Chenopodium chilense* Schrad. с длинными тонкими веточками соцветия.

В 1861 г. Villkomm описал пять разновидностей *Chenopodium ambrosioides* L., причем α *genuina* соответствует основной форме, а β *pinnatifida* является ее разновидностью с большой изрезанностью листьев. Об остальных трех разновидностях, за отсутствием гербарных образцов, можно судить лишь приближенно. По Thellung (Fl. Montp. 191), δ *polystachya* относится к *Ch. suffruticosum* Willd. Что касается ε *angustifolium* и γ *comosa*, то они, возможно, идентичны друг другу и обе — *Ch. integrifolium* Worosch. subsp. *ramosissimum* Worosch. Впрочем, по Thellung (см. выше), γ *comosa* должна быть отнесена к *Ch. suffruticosum* Willd.

В 1865 г. Fenzl описал *Chenopodium ambrosioides* L. α *dentata*, несомненно идентичную основной форме, а также *Ch. anthelminticum* L. α *glabratum* и β *subhirsutum*, причем надо полагать, что первая ничем не отличаетья от обычной *Ch. anthelminticum* L., а вторая относится к *Ch. suffruticosum* Willd.

В 1895 г. Philippi снова сделал попытку пополнить список видов мари из секции *Ambrina*. Описанный им вид *Ambrina andicola* не совсем отчетливо отличается от очень близкого *Chenopodium chilense* Schrad. степенью опушения растения и формой листьев и с натяжкой может быть признан за самостоятельный вид; а *Ambrina incisa*, очевидно, является разновидностью *Ch. chilense* Schrad. с сильно рассеченными листьями.

В 1902 г. Spegazzini описал *Chenopodium ambrosioides* L. α *typica*, идентичную с основной формой и ε *oblanceolata*, значение которой до сих

пор остается невыясненным за неимением гербарных образчиков этой разновидности.

В 1904 г. Murr описал *Chenopodium querciforme* — новый вид из Боливии и его разновидность var. *minor*. Этот вид имеет безлистные веточки соцветия и крупные семена и по этим признакам близко примыкает к *Ch. anthelminticum* L., но имеет слегка килеватые доли околоцветника и таким образом представляет одно из переходных звеньев от *Ch. anthelminticum* L. к *Ch. chilense* Schrad. и *Ch. suffruticosum* Willd.

В 1916 г. Standley своим новым названием *Chenopodium vagans* лишь увеличил число синонимов *Ch. chilense* Schrad.

В 1929 г. Aellen описал *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *Burkartii* из Аргентины, который, несомненно, является самостоятельным видом, близким к *Ch. anthelminticum* L., отличающимся от него формой и величиной листьев и темной, почти черной окраской цветков и листьев в сухом состоянии.

В 1934 г. Ulbrich (in Engler u. Prantl, Pflanzenfam., B. 16) поместил в своей работе *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *gracile* Aellen, но за краткостью описания и отсутствием гербарных образчиков о ее значении судить не представляется возможным.

Аргентинский *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *Venturii* Aellen, имеющийся в гербарии Эллена, является самостоятельным видом. Он характеризуется безлистными веточками соцветия, крупными семенами, сильно килеватыми долями околоцветника и наличием на стебле отстоящего опушения из длинных волосков и, таким образом, представляет собой как бы переходное звено от *Ch. querciforme* Murr. к *Ch. chilense* Schrad. и *Ch. suffruticosum* Willd.

В настоящей работе описывается еще один новый вид—*Chenopodium integrifolium* Worosch., широко распространенный в Южной Европе и в Центральной Америке. Он выделен из *Ch. ambrosioides* L., от которого отличается цельнокрайними листьями, торчащими ветвями и прерывистыми веточками соцветия, покрытыми длинными листочками. Занимает промежуточное положение между *Ch. ambrosioides* L. и *Ch. spathulatum* Sieber, причем к последнему очень близок, но в отличие от него у *Ch. inetgrifolium* Worosch. листья в соцветии никогда не бывают лопатчатой формы. Следует указать, что Fenzl в книге Martius (Flora Brasiliensis, V, 1865, 145) приводил для Бразилии *Ch. ambrosioides* L. β *integrifolium* Moq., будто бы описанную в книге De Candolle (Prodromus syst. nat., XIII, 2, стр. 73), но Moquin-Tandon ни в указанном труде, ни в каком другом, разновидности под этим названием не описывал. Едва ли Fenzl в данном случае имел в виду то же, что здесь описано под названием *Ch. integrifolium* Worosch., так как в гербарии Ботанического института АН СССР совершенно отсутствуют образчики этого вида из Южной Америки, и, вероятно, он там не встречается. Возможно, форма, которую приводил Fenzl, относится к *Ch. integrifolium* Worosch. subsp. *ramosissimum* Worosch., экземпляры которой из Бразилии имеются в гербарии Ботанического института АН СССР.

Кроме этого, в настоящей работе описаны два новых подвида — *Chenopodium integrifolium* Worosch. subsp. *ramosissimum* Worosch. (см. выше) и *Ch. suffruticosum* Willd. subsp. *remotum* Worosch., распространенный главным образом в Южной Америке и характеризующийся более густым опушением, более короткими, тонкими, очень прерывистыми веточками соцветия, покрытыми очень большими (до 2 см длины) листочками. Этот подвид резко отличается от основной формы некоторыми биологическими особенностями (см. ниже) и при более детальном изучении, возможно, будет выделен в самостоятельный вид.

При ботанико-систематической обработке секции *Ambrina* нами изучались следующие признаки:

1. Морфологические. Принималась в соображение высота стебля

и характер расположения ветвей на кусте (ветви прямостоящие или восходящие), форма листовой пластинки (от почти линейной до обратно яйцевидной) и характер ее изрезанности (листья от цельнокрайных до глубоковыемчатых или почти перисто рассеченных), характер соцветия (веточки соцветия короткие или длинные, прямые или извилистые, густо покрытые цветочными клубочками или прерывистые), облиственность соцветий (веточки соцветия от безлистных до густо покрытых короткими или длинными листочками), величина и форма околоцветников (доли околоцветников килеватые или не килеватые), форма и величина семян (величина семян от 0.5 до 1.25 мм в диаметре), окраска различных органов (окраска стеблей, листьев, цветков зеленая, красноватая или чернобурая), опушение растения (от почти голых до густо войлочных) и пр.

2. Анатомические. Из анатомических признаков изучалась кариология видов мари и, в частности, диплоидное число хромосом[1]. При этом выяснилось, что виды *Chenopodium integrifolium* Worosch., *Ch. ambrosioides* L., *Ch. suffruticosum* Willd., *Ch. chilense* Schrad. имеют диплоидное число хромосом—32, а *Ch. anthelminticum* L.—64. К сожалению, не представилось возможности изучить морфологию хромосом, несомненно имеющую важное значение в систематике.

3. Биологические. Из биологических признаков нас больше интересовали долголетие и время наступления фазы цветения или плодоношения. В отношении долголетия выяснилось, что все изученные виды при благоприятных условиях (при посеве на юге или в теплице) способны к весеннему возобновлению поросли от корневой шейки и оснований стеблей и в том числе такой, как *Chenopodium ambrosioides* L. (и выделенный из него *Ch. integrifolium* Worosch.), который в литературе обычно отмечался как однолетний.

По времени наступления фазы цветения (при посеве под Москвой) выделяется *Chenopodium anthelminticum* L. У этого вида от появления всходов до начала цветения обычно проходит 145 дней, а у всех других исследованных нами видов (*Ch. chilense* Schrad., *Ch. suffrtiucosum* Willd., *Ch. ambrosioides* L., *Ch. integrifolium* Worosch.)—65—75 дней. Иногда этот признак может иметь важное вспомогательное значение в систематике. Так, типичная форма *Chenopodium suffruticosum* Willd. имеет период от всходов до цветения, равный в среднем 70 дням, а *Ch. sujfruticosum* Willd. subsp. *remotum* Worosch.— около 180 дней.

Еще большее это имеет практическое значение. Как видно из табл. 1, урожайность многих видов под Москвой оказалась вполне удовлетворитель-

ТАБЛИЦА 1

| Название видов | Величина вегетационного периода в днях | Урожайность сухих плодов с околоцветниками в тоннах на 1 га |
|---|---|---|
| *Chenopodium suffruticosum* Willd. | 105—115 | 2.0—3.5 |
| » *suffruticosum* subsp. *remotum* Worosch. | 215—225 | 0 |
| *Chenopodium suffruticosum ambrosioides* L. | 105—125 | 1.0—2.5 |
| *Chenopodium suffruticosum integrifolium* Worosch. | 105—115 | 1.0—2.5 |
| *Chenopodium suffruticosum integrifolium* subsp. *ramosissimum* Worosch. | 105—110 | 1.5—2.5 |
| *Chenopodium chilense* Schrad. | 120—130 | 1.9—2.0 |
| » *anthelminticum* L. | 185—200 | 0 |

[1] Кариологические анализы проведены под руководством И. Н. Свешниковой.

ной, что зависит в первую очередь от величины вегетационного периода (количества дней от всходов до уборки урожая) у отдельных видов.

Наиболее позднеспелые виды—*Chenopodium anthelminticum* L. и *Ch. suffruticosum* Willd. subsp. *remotum* Worosch. в условиях Московской области совершенно не приносят зрелых плодов. Все остальные виды, имеющие вегетационный период от 105 до 125 дней, вполне вызревают на широте Москвы и способны приносить большие урожаи. В СССР противоглистная марь — *Ch. anthelminticum* L. культивируется (пока только в опытном порядке) в Закавказье, Крыму и Краснодарском крае, где урожаи сухих плодов с околоцветниками достигают 2 т на 1 га, но вышеприведенные данные показывают, что целесообразно ставить вопрос относительно разведения других видов в более северных областях.

В нашем испытании наиболее урожайными (до 3.5 т) оказались все номера *Chenopodium suffruticosum* Willd. Урожайность листьев у всех видов не превышала 0.5 т на 1 га, что, принимая во внимание весьма малое (0.1—0.4%) содержание эфирного масла в них, делает их мало интересными для практического использования.

4. Химические. Виды мари из секции *Ambrina* сильно отличаются друг от друга в отношении химического состава (имеются в виду только продукты специфического синтеза), как это видно из табл. 2[1].

ТАБЛИЦА 2

| Название видов | Количество образцов, подвергшихся анализу | Содержание эфирного масла в околоцветниках и околоплодниках в % на абс. сух. вес | Содержание аскаридола[2] в эфирном масле в % |
|---|---|---|---|
| *Chenopodium ambrosioides* L. . . . | 16 | 1.0—1.8 | 70—86 |
| » *chilense* Schrad. . . . | 10 | 0.4—1.0 | 70—82 |
| » *anthelminticum* L. . . | 2 | 1.0—1.5 | 65—70 |
| » *suffruticosum* Willd. . | 11 | 1.0—2.0 | 55—70 |
| » *integrifolium* Worosch. | 19 | 1.5—3.8 | 25—35 |
| » *ambrosioides* subsp. . *ramosissimum* Worosch. . . . . | 3 | 1.0—2.0 | 25—35 |

Лишь *Chenopodium chilense* Schrad. оказалась содержащей меньше 1% эфирного масла в околоцветниках при плодах и околоплодниках. Все остальные исследованные виды содержали его больше 1%, причем у *Ch. integrifolium* Worosch. содержание эфирного масла достигало иногда почти 4%. По содержанию аскаридола в эфирном масле исследованные виды резко делятся на две группы. Виды первой группы, куда относятся *Ch. ambrosioides* L., *Ch. chilense* Schrad., *Ch. anthelminticum* L. и *Ch. suffruticosum* Willd., содержат аскаридола в эфирном масле от 55 до 85%, в то время как *Ch. integrifolium* Worosch. и его подвид, составляющие вторую группу, содержат его лишь до 35%.

Приведенные данные позволяют сделать два интересных вывода. Во-первых, становится ясным, что, помимо *Chenopodium anthelminticum* L., эфирное масло с вполне достаточным содержанием действующих веществ можно получить и от других видов, например от *Ch. suffruticosum* Willd. и особенно от *Ch. chilense* Schrad. и *Ch. ambrosioides* L. Второй важный вывод заключается в том, что химический состав растения иногда может служить надежным систематическим признаком. Например, внешне похо-

[1] Все анализы произведены химиком А. Г. Николаевым в 1938 и 1939 гг.

[2] Принятый для исследования химический метод, кроме аскаридола, мог улавливать и другие окисные соединения.

жие друг на друга *Chenopodium ambrosioides* L. и *Ch. integrifolium* Worosch. резко различаются по составу эфирного масла. В то время как эфирное масло у первого вида содержит не меньше 70% окисных соединений, у второго вида содержание их едва достигает 35%, причем доказательством того, что эти цифры не случайны, служит то, что каждый вид был представлен многими (16—19) образчиками, выращенными из семян, полученных из самых разнообразных мест происхождения. Наблюдения среди некоторых алкалоидных растений также подтверждают высокую ценность химического состава растений как систематического признака.

5. Географические. Изучение ареалов чрезвычайно важно для понимания исторического процесса видообразования и является обязательным методом при ботанико-систематических работах, ибо нет видов без ареалов. Изучение ареалов видов мари из секции *Ambrina* производилось нами на основании многочисленных литературных указаний и по доступным гербариям. К сожалению, почти совершенно невозможно пользоваться литературными указаниями для таких видов, как *Chenopodium ambrosioides* L. и *Ch. integrifolium* Worosch., которые прежде не различались ботаниками, или *Ch. suffruticosum* Willd., который часто смешивается то с *Ch. anthelminticum* L., то с *Ch. ambrosioides* L. Большим недостатком в настоящей работе была также невозможность воспользоваться материалами крупных заграничных гербариев, особенно американских. Многие виды мари являются типичными сорняками, и расселение их иногда зависело от факторов случайного или преднамеренного вмешательства человека. Поэтому их ареалы часто лишены географической правильности; образуются малые и большие, оторванные от основных ареалы; нередко встречаются отдельные случайные местонахождения. Несмотря на все вышеуказанное, автор счел возможным определить основные элементы ареалов изучаемых видов в надежде на то, что неизбежные здесь пробелы будут восполнены в процессе последующих работ.

* *
*

Не подлежит сомнению, что в настоящее время работам ботанико-систематического порядка следует придавать более глубокий характер, с привлечением максимального количества признаков, которые могли бы стать не только ценным приобретением для диагностики отдельных видов, но и помочь в построении систем филогенетического родства и, может быть, облегчили бы понимание некоторых вопросов в теории видо- и формообразования. К таким признакам в первую очередь следует отнести химический состав растения, данные анатомического и цитологического исследований, биологические особенности растения, морфологию отдельных органов, в том числе таких, как семена, пыльцевые зерна, география и экология видов. Ценными могут оказаться данные генетического исследования, особенно в смысле определения склонности и способности к скрещиваниям между отдельными видами.

Такие работы отличаются большой сложностью, и при их выполнении недостаточно иметь только гербарий, хотя бы и очень полно собранный. Систематик должен располагать питомником для культивирования в нем видов, предназначенных для ботанико-систематического исследования, ибо только в условиях культивирования можно получить данные о большинстве важных вспомогательных признаков, указанных выше. Кроме того, часто морфологические различия значительно резче выделяются при сравнении живых растений, чем засушенных в гербарии. Например, похожие друг на друга по гербарию *Chenopodium ambrosioides* L. и *Ch. integrifolium* Worosch. в культуре начинают ясно различаться с самого раннего возраста. В настоящей работе было использовано также и много других ценных данных, полученных в условиях питомника. Приходится только сожалеть о том, что удалось привлечь для культивирования в питомнике лишь

5 видов (*Chenopodium ambrosioides* L., *Ch. anthelminticum* L., *Ch. chilense* Schrad., *Ch. integrifolium* Worosch. и *Ch. suffruticosum* Willd.) из 12 известных для секции *Ambrina*.

**Секция *Ambrina* (Spach) Hook. fil.** in Benth. et Hook. fil. Gen. pl. III (1883) 51; Spach. Hist. nat. V (1836), 295, pro genere; Beck in Rchb. Icon. XXIV (1903) 118, pro sect. generis *Blitum*.

Ароматические, многолетние сорные травы или почти полукустарники, железистые, но без мучнистого налета. Цветки сидячие, расположены в клубочках колосовидными соцветиями. Околоцветник 3—5-лопастной со сросшимися до средины лопастями, остающийся при плодах. Тычинок 5, реже меньше. Рылец 2—4. Плод—мешочек. Околоплодник тонкий, пленчатый и железисто-точечный. Семена приплюснутые с блестящей, черной наружной оболочкой, горизонтальные, реже вертикальные. Зародыш кольцеобразно окружает на $^2/_3$—$^3/_4$ питательную ткань.

12 видов, населяющих Южную и Центральную Америку и распространившихся в Северной Америке, Австралии, Азии, Африке и Южной Европе. Указания на местонахождения в СССР не достоверны.

Некоторые виды культивируются в США, особенно в штатах Мэриленд и Иллинойс, в Голландской Индии; в самое последнее время начались опыты по культуре их в СССР.

## ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Веточки соцветия облиственные . . . . . 2
0. Соцветие метельчатое, веточки его безлистные. Семена крупные, около 1 мм в диаметре . . . . . 8
2. Растения голые (только концы молодых веточек бывают с мелковистым опушением). Околоцветники при плодах на верхушке округлые, доли их не килеватые . 3
0. Растения сплошь, довольно густо, покрыты длинными, жесткими, отстоящими волосками, реже почти голые. Околоцветники при плодах на верхушке выемчатые и 5-лопастные, доли их более или менее килеватые . . . . . 5
3. Цветочные клубочки расположены редко, соцветие прерывистое. Прицветные листья крупные, в 3—5 раз превышают клубочки. Стеблевые листья цельнокрайние, реже неясно мелкозубчатые . . . . . 4
0. Цветочные клубочки расположены густо, соцветие сплошное. Прицветные листья мелкие, едва превышают по длине клубочки. Все стеблевые листья глубоко выемчато-зубчатые. . . . . *Ch. ambrosioides* L. (3)
4. Прицветные листья тупые, лопатчатые. Антильские острова. . . . . *Ch. spathulatum* Sieber (1)
0. Прицветные листья ланцетные или широколинейные, острые, никогда не бывают лопатчатой формы. . . . . *Ch. integrifolium* Worosch. (2)
5. Листья широко обратно-яйцевидные, по краю глубоко выемчатые, с крупными, почти четырехугольными зубцами. Все растение густо войлочное. Эндемик с острова Тристан да-Кунья. . . . . *Ch. tomentosum* Pet. Thou. (5)
0. Листья другой формы. Растения не столь густо опушенные . . . . . 6
6. Семена мелкие, около 0.5 мм в диаметре. Листья морщинистые, широколанцетные или удлиненно обратно-яйцевидные, по краю неравномерно неглубоко зубчатые или нильчатые, с небольшими острыми зубцами. . . . . *Ch. suffruticosum* Willd. (4)
0. Семена крупные, около 1 мм в диаметре . . . . . 7
7. Листья узко- или широколанцетные, по краю глубоко выемчатые, почти перисто рассеченные. Все растение густо опушенное. . . . . *Ch. chilense* Schrad. (6)
0. Листья обратно-яйцевидные, неглубоко зубчатые с сильно выдающимися жилками на нижней поверхности листа. Растения почти голые. Анды. . . . . *Ch. andicola* (Phil.) Reiche (7)
8. Околоцветники при плодах на верхушке выемчатые, доли их более или менее килеватые . . . . . 9
0. Околоцветники при плодах на верхушке округлые, доли их не килеватые . . 10
9. Листья широколанцетные, очень острые, глубоко выемчато-зубчатые с очень острыми, вперед загнутыми зубцами. Все растение жестко-оттопыренно-волосистое. Аргентина. . . . . *Ch. Venturii* Aellen (8)
0. Листья яйцевидные, тупые, глубоко выемчатые с тупыми, почти четырехугольными зубцами. Растение почти голое. Боливия. . . . . *Ch. querciforme* Murr. (9)
10. Листья небольшие, обратно-яйцевидные или лопатчатые, тупые, по краю неглубоко зубчатые. Все растение довольно густо опушенное. . . . . *Ch. retusum* Juss. (11)

*Chenopodium integrifolium* Worosch. sp. nov.

0. Листья острые, глубоко выемчато-зубчатые с крупными зубцами. Растения почти голые . . . . . 11

11. Листья и особенно цветки (в сухом состоянии) черноватые или зеленовато-бурые. Листья некрупные (до 4 см длины) с немногими крупными зубцами с каждой стороны. Аргентина. . . . . *Ch. Burkartii* (Aellen) Worosch. (12)

0. Листья и цветки зеленые, никогда не бывают черноватыми. Листья крупные (5—15 см длины), по краю глубоко выемчато-зубчатые. . . . . *Ch. anthelminticum* L. (10)

1. ***Chenopodium spathulatum*** **Sieber.** Herb. Martinique, n°92; Moq Chenopod. monogr. (1840) 39 sub *Ambrina spathulato*; *Ambrina spathulat* Moq. var? *platyphylla* Moq. l. c. 39; *Chenopodium ambrosioides* L. subsp *eu-ambrosioides* Aellen. var. *typicum* Aellen, f. *spathulatum* Aellen in Fedde Repert. sp. nov. XXVI (1929) 34. Ic. Martius, Fl. Brasil. V, I (1865). Map лопатчатая.

Стебли прямые или извилистые, сильно ветвистые, почти голые Ветви тонкие, угловатые, прямые или восходящие, наверху обычно с тонки шелковистым опушением. Нижние и средние стеблевые листья до 4 с длины, широколанцетные, острые, цельнокрайние или неясно зубчатые, н не лопастные, листья в соцветии 1—2 см длины, лопатчатые, тупы с небольшим остроконечием, цельнокрайние или нижние иногда неясн зубчато-выемчатые, по краям очень тонко завороченные. Цветочны клубочки сидят в пазухах крупных (1—1.5 см длины) тупых прицветны листьев лопатчатой формы; последние скоро опадают, почему колось в нижней части часто бывают безлистными. Околоцветники при плода небольшие, 0.75—1 мм в диаметре, на верхушке закругленные, доли и плоские, не килеватые. Семена мелкие, около 0.5 мм в диаметре.

**Распространение.** Центральная Америка (Вест-Индия, Куба, Мартиника, Порто-Рик Тринидад), Южная Америка (Кайенна).

2. ***Chenopodium integrifolium*** **Worosch. sp. nov.** Марь цельнолистная Caulis erectus, subglaber, ramosus, 30—80 cm altus. Rami erecti. Folia tenui lanceolata vel obovato-lanceolata, integerrima vel subdentata, 4—8 cm long floraria 1—2 cm longa, acuta. Ramuli floriferi dense foliati, abrupte glomerulat Perianthium fructiferum suborbiculatum, apicem obtusum; lobis non carinatis Semina ca. 0,5 mm diametro.

Differt ab *Ch. spathulato* Sieber foliis floralibus acutis, non spathulatis; a *Ch. ambrosioide* L. ramis erectis, foliis caulinis integerrimis vel subdentatis foliis floralibus majoribus.

**Area geogr.** Europa australis, America media et borealis, Africa, Australia.

**Typus.** Hungaria. Kalocsa in pago Fokto, 17 IX 1875, leg. S. I. Menyharth, in Herb Inst. Bot. Ac. Sc. URSS.

Стебли 30—80 см высоты, почти голые с прямостоящими ветвями Листья ланцетные или широколанцетные, 4—8 см длины, к обоим концам суживающиеся, на верхушке островатые, тонкие, обычно цельнокрайни реже неясно зубчатые. К моменту созревания плодов бо́льшая часть листье опадает. Цветочные клубочки расположены на главном стебле, почти д его основания. Клубочки на последних веточках соцветия расположен прерывисто, четкообразно, у их основания находятся крупные (1—2 с длины), острые, широколинейные или ланцетные прицветные листь в 3—5 раз превышающие по длине клубочки. Иногда вместо некоторы клубочков появляются короткие (0.5—3 см длины) веточки. Околоцветник при плодах небольшие, 0.75—1 мм в диаметре, почти шаровидной форм на верхушке закругленные, доли их не килеватые. Семена мелкие, 0.5 м в диаметре.

**Распространение.** Этот вид особенно широко распространен в южной Евро (Испания, Португалия, Италия, Франция, Греция, Австрия, Венгрия) и Центральной Амери (Мексика, Гватемала); кроме того зарегистрированы отдельные местонахождения в Северн Америке [Миссури, Нью-Йорк (Пенн-Ян), Калифорния], Африке, Австралии. Описан Венгрии. Тип хранится в Ленинграде.

**Subsp. *ramosissimum* Worosch.** subsp. nov.—*Ch. ambrosioides* L. β *angustifolium* et *Ch. spathulatum* Sieber γ *angustifolium* Moq. in DC. Prodr. syst. nat. XIII (1849) 73; ? *Ch. ambrosioides* L. γ *comosa* et ε *angustifolium* Willk. in Willk. et Lange, Prodr. Fl. Hisp. I (1861) 271.

Ramis adscendentibus; caulibus apicem et ramulis longis flexuosis; foliis tenuibus, integerrimis lanceolatis vel sublinearibus [var. *angustifolium* (Moq.)], floraribus longis, acutis.

**Area geogr.** Africa, Asia australis, America australis.

**Typus.** Central Madagascar, Maroharona pr. Tananarivo, 14 VI 1880, leg. J. M. Hildebrand; in Herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS.

Отличается от основной формы более низким стеблем, восходящими нижними ветвями и тонкими изгибистыми концами стеблей и ветвей.

**Распространение.** Африка (Мадагаскар, остров Мадейра, Капская область), южная Азия (восточная Британская Индия, Французский Индокитай, Ява, Филиппины), Южная Америка (Бразилия). Описан из Мадагаскара. Тип сохраняется в Ленинграде.

3. ***Chenopodium ambrosioides* L.** in Sp. pl. I (1753) 219; *Ambrina ambrosioides* Spach in Hist. veg. V (1836) 297; *Chenopodium ambrosioides* L. α *genuina* Willk. in Willk. et Lange, Prodr. Fl. Hisp. I (1861) 271; *Ch. ambrosioides* L. α *typica* Speg. in Anal. mus. nac. Buen. Air. VII (1902) 137; *Ch. ambrosioides* L. α *typica* Rouy in Fl. France XII (1910) 152; *Ch. ambrosioides* L. var. α. *dentata* Fenzl in Martius. Fl. Brasil. V, 1 (1865) 145; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *typicum* Aellen f. *genuinum* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929) 34. Марь душистая.

Стебли 30—80 см высоты, почти голые, с восходящими или отстоящими ветвями. Листья плотные, почти кожистые, продолговато обратно-яйцевидные или овальные, 4—10 см длины, с ясно заметными черешками, по краю неравномерно выемчато-зубчатые. Ветви соцветия густо усажены цветочными клубочками, нередко изгибистые, 2—8 см длины, облиственные; прицветные листья 2—5 мм длины, едва превышают по длине клубочки. Околоцветники при плодах почти шаровидные или сплюснутые с округлой или плосковатой верхушкой, 1—1.25 мм в диаметре, доли их не килеватые. Семена мелкие, около 0.5 мм в диаметре.

**Распространение.** Вид распространен главным образом в Южной Америке (Бразилия, Аргентина, Уругвай, Боливия, Чили) и в Северной Америке (Нью-Йорк, Нью-Джерси, Индиана, Калифорния, Бермудские острова); кроме того имеются сборы из южной Европы (Португалия, Швейцария), Африки, южной Азии.

**var. *pinnatifida* Willk.** in Willk. et Lange, Prodr. Fl. Hisp. I (1861) 271.

Листья более глубоко зубчатые, почти перисто рассеченные, доли их неравные, яйцевидные, острые, крупные.

**Распространение.** Испания, Аргентина.

4. ***Chenopodium suffruticosum* Willd.** in Enum. Plant. hort. Berol. I (1809) 289; *Ch. anthelminticum* L. var. β *subhirsutum* Fenzl in Martius, Fl. Brasil. V, 1 (1865) 145; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *suffruticosum* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929); ? *Ch. ambrosioides* L. δ *polystachya* Willk. in Willk. et Lange, Prodr. Fl. Hisp. I (1861) 271. Марь полукустарная.

Стебли 50—90 см высоты, часто, как и листья, антоцианово окрашенные, прямые, бороздчатые, ветвистые с плетевидными восходящими ветвями, более или менее густо жестко-оттопыренно-волосистые, особенно верхушки молодых стеблей и ветвей. Листья морщинистые, широколанцетные или удлиненно обратно-яйцевидные, 5—10 см длины, по краю неравномерно, неглубоко выемчатые, с волосками, особенно снизу на жилках. Последние веточки соцветия облиственные, до 15 см длины, часто извилистые, обычно густоцветные, толстоватые и тяжеловесные, реже тонкие. Клубочки многоцветковые. Прицветные листья яйцевидные, 0.5—1 см длины, в $1^1/_2$—3 раза превышают по длине клубочки. Околоцветники при плодах широкогрушевидной или конусовидной формы до 2 мм в поперечнике, суживающиеся

к основанию, широкопятилопастные и выемчатые на верхушке, снаружи с волосками, реже голые; доли их остро килеватые. Семена мелкие, около 0.5 мм в диаметре.

**Распространение.** Южная Европа (Португалия, Франция, Швейцария, Италия, Венгрия), Африка (Марокко, Мадагаскар, Капская область), восточная Индия, Северная Америка (Нью-Джерси, Индиана, Калифорния), Центральная Америка.

**Subsp. *remotum* Worosch.** subsp. nov.

Serotinum. Caulis ad 150 cm altus, apicem dense tomentosus. Ramuli floriferi abbreviati, tenui, valde abrupti (glomerulis remotis), foliacei. Folia floralia magna, ad 2 cm longa.

**Area geogr.** America australis, Australia.

**Typus.** Uruguay, departamento Montevideo, Atahualpa, Casavalle VI 1926, leg. Herter; in Herb. Inst. Bot. Ac. Sc. URSS.

Очень поздно зацветающее высокое растение с сильным войлочным опушением на концах стеблей и ветвей. Отличается укороченными, тонкими, прерывистыми, сильно облиственными веточками соцветия. Прицветные листья крупные, до 2 см длины.

**Распространение.** Южная Америка (Уругвай, Чили, Бразилия), Австралия. Описан из Уругвая. Тип сохраняется в Ленинграде.

5. ***Chenopodium tomentosum* Pet.-Thou.** in Flor. Tristan d'Acugn. (1811) 38, No. 86; *Ambrina tomentosa* Moq. in Chenopod. monogr. (1840) 37. Марь войлочная.

Стебли ветвистые, 50—100 см высоты, ребристые, жестковолосистые, на концах ветвей войлочные. Листья коротко черешковые, обратно-яйцевидные, 2—5 см длины, тупые, глубоко выемчато-зубчатые с туповатыми или почти четырехугольными зубцами, с обеих сторон шершаво-войлочные. Веточки соцветия короткие, простые, облиственные, довольно скученные. Прицветные листья линейные или ланцетные до 5 мм длины, в 2—$2^1/_2$ раза превышают по длине клубочки. Околоцветники около 1.5 мм в диаметре, доли их слегка килеватые.

**Распространение.** Остров Тристан да-Кунья. Эндемичный вид.

6. ***Chenopodium chilense* Schrad.** in Ind. Semin. Hort. Götting. 2 (1832); *Ambrina chilensis* Spach in Hist. veg. V (1836) 297; *Chenopodium ambrosioides* L. *chilensis* Speg. in Anal. mus. nac. Buen. Air. VII, 2 (1902) 137; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *chilense* Aellen var. *eu-chilense* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929); *Ch. vagans* Standley in N. Amer. Fl. 21,1 (1916) 26. Марь чилийская.

Стебли 30—60 см высоты, прямые, слабо ребристые, густо покрытые отстоящими беловатыми волосками, с прямо отстоящими или почти восходящими ветвями. Листья ланцетные или широколанцетные, заостренные, черешковые, 6—10 см длины, по краю неравномерно, глубоко выемчато-зубчатые или вырезанно-пильчатые, с острыми зубцами, снизу на жилках щетинистые. Веточки соцветия густо облиственные, около 6 см длины, редкоцветные. Цветочные клубочки одно-малоцветковые. Прицветные листья линейные или ланцентные, 2—6 мм длины, в $1^1/_2$—2 раза превышают по длине клубочки. Околоцветники при плодах широкогрушевидной или конусовидной формы, суживающиеся к основанию, на верхушке широкие, 1.5—2 мм в поперечнике, пятилопастные с слегка килеватыми лопастями. Семена крупные, около 1 мм в диаметре.

**Распространение.** Южная Америка (Чили, Боливия, Перу, Аргентина), Северная Америка (Калифорния).

**var. *angustifolium* Moq.** in DC., Prodr. syst. nat. XIII, 2 (1849) 74; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *chilense* Aellen var. *eu-chilense* Aellen f. *angustatum* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929).

Листья мельче, узколанцетные или линейные, мелко остропильчатые.

**Распространение.** Чили, Аргентина.

**var. *denudata* (Phil.) Reiche** in Fl. de Chile, VI, 1 (1911) 152; *Ambrina denudata* Phil. in Linnaea, 29 (1857) 37; *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *chilense* Aellen var. *denudatum* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929).

Листья 2—5 см длины, глубоко выемчатые, почти перисто надрезанные. Веточки соцветия почти прижатые к стеблю, удлиненные, извилистые, до 15 см длины. Прицветные листья обычно короче, чем у типичной формы, отчего веточки соцветия в верхней части кажутся иногда безлистными.

**Распространение.** Чили.

**var. *incisa* (Phil.) Reiche** in Fl. de Chile, VI, 1 (1911) 152; *Ambrina incisa* Phil. in Anal. Univ. Santiago, 91 (1895) 422; *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *chilense* Aellen var. *incisum* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929).

Листья продолговатые или продолговато-линейные, перисто рассеченные с яйцевидными цельнокрайними долями. Веточки соцветия сильно облиственные.

**Распространение.** Чили.

7. ***Chenopodium andicola* (Phil.) Reiche** in Fl. de Chile, VI, 1 (1911) 151 (exl. syn. *Ch. querciforme* Murr); *Ambrina andicola* Phil. Anal. Univ. Santiago, 91 (1895) 422; *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *chilense* Aellen var. *andicola* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929). Марь андская.

Стебли прямые, бороздчатые, почти голые. Листья небольшие, толстоватые, с короткими черешками, обратно-яйцевидные или продолговато обратно-яйцевидные, островатые, расставленно-выемчато-зубчатые, с сильно выдающимися жилками на нижней стороне и завороченными краями. Веточки соцветия короткие, облиственные или иногда вверху безлистные, прерывистые. Околоцветники при плодах около 1.5 мм в диаметре, с неясно килеватыми лопастями. Семена круглые, около 1 мм в диаметре.

**Распространение.** Чили, Патагония.

8. ***Chenopodium Venturii* Aellen**; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *Venturii* Aellen in Herb. Paul Aellen. Марь вентури.

Стебли высокие, прямые, ребристые, вверху ветвистые, жестко оттопыренно-волосистые. Листья черешковые 4—7 см длины, широколанцетные, очень острые с оттянутой верхушкой, неравномерно глубоко выемчато-зубчатые, с очень острыми, вперед загнутыми зубцами. Соцветие метельчато-выемчатое. Последние веточки соцветия безлистные, 1—3 см длины, редковатые, почти прямые. Цветочные клубочки 1—5-цветковые. Околоцветники при плодах звездообразно угловатые, плосковатые, на верхушке пятилопастные с килеватыми лопастями (долями околоцветника), до 2 мм в диаметре, снаружи голые. Семена крупные, 0.75—1 мм в диаметре.

**Распространение.** Аргентина: Тукуман, Кордова, Эндем. (Argentina, prov. de Tucuman, Depart. Traucas, 2400 m leg. S. Venturi, 1926, in Herb. P. Aellen.)

9. ***Chenopodium querciforme* Murr** in Mag. Bot. Lap. III (1904) 1; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *chilense* Aellen var. *querciforme* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929). **Ic.** Murr l. c. tab. 1, fig. 1. Марь дуболистная.

Стебли почти простые, почти голые, до 45 см высоты. Листья зеленые, яйцевидные, около 3 см длины, тупые или туповатые, выемчатые, почти перисто рассеченные с тупыми, почти четырехугольными лопастями; иногда листья по краям волнистые. Соцветие ветвистое, пирамидальное. Веточки соцветия до 5 см длины, прерывистые или густые, безлистные. Цветочные клубочки 3—5-цветковые. Околоцветники при плодах на верхушке пятилопастные, 1.25—1.5 мм в диаметре, доли их слегка килеватые. Семена крупные, около 1 мм в диаметре.

**Распространение.** Боливия (Ла-Пас).

**Var. *minus* Murr** in Mag. Bot. Lap. III (1904) 1; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *chilense* Aellen var. *querciforme* Aellen f. *minus* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929). **Ic.** Murr l. c. tab. 1, fig. 1b.

Более мелкое растение с сильно обособленными долями листьев.

**Распространение.** Боливия.

10. ***Chenopodium anthelminticum* L.** in Sp. pl. I (1753) 219; *Ambrina anthelmintica* Spach in Hist. veg. V (1836) 298; *Chenopodium ambrosioides* L. var. *anthelminticum* A. Gray in Man. Bot. ed. 2 (1856) 364; *Ch. anthelminticum* L. var. *α glabratum* Fenzl in Martius, Fl. Brasil. V, I (1865); *Ch. ambrosioides* L. subsp. *eu-ambrosioides* Aellen var. *anthelminticum* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXXVI (1929). **Ic.** Martius. Fl. Brasil. V, I (1865). Марь противоглистная.

Стебли прямые, 50—120 см высоты с прямыми, косо отстоящими ветвями, голые или с редкими волосками. Листья черешковые, крупные, 5—15 см длины, ромбически или продолговато обратно-яйцевидные, на верхушке острые, глубоко неравномерно выемчато-зубчатые с крупными островатыми зубцами. Соцветия конечные, раскидисто-метельчатые; последние веточки их густо усажены клубочками, безлистные, 1—4 см длины. Околоцветники при плодах 1—1.5 мм в диаметре, почти шаровидной формы, с закругленной или островатой верхушкой; доли их не килеватые. Семена крупные, 0.75—1 мм в диаметре.

**Распространение.** Южная Америка (Чили, Бразилия, Аргентина), Центральная Америка (Куба, Доминика, Барбадос), Северная Америка (Бермудские острова, Миссури, Кентукки, Южная Каролина, Пенсильвания, Калифорния).

11. ***Chenopodium retusum* Juss.** in Herb. Ventrenat; Moq. Chenopod. monogr. (1840) 39 sub *Ambrina retusa* et *obovata*; *Ch. obovatum* Moq. in DC., Prodr. syst. nat. XIII, 2 (1849) 73. *Ch. ambrosioides* L. *obovata* Speg. in Anal. mus. nac. Buen. Air. VII, 2 (1902) 137; *Ch. ambrosioides* L. subsp. *obovatum* et subsp. *retusum* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929). Марь туполистная.

Стебли прямые, округлые или неясно угловатые, ветвистые, реже почти простые, довольно густо опушены короткими остоящими волосками. Листья коротко черешковые или почти сидячие, обратно-яйцевидные, лопатчатые или клиновидно-удлиненные, 1—3 см длины, тупые и неясно остроконечные, по краю неглубоко выемчатые, тонко завороченные. Соцветия конечные, короткие, метельчато-ветвистые, довольно густые. Последние веточки соцветия 1—3 см длины, густоцветковые, безлистные. Цветочные клубочки одно-малоцветковые. Околоцветники при плодах почти шаровидные, угловатые, несколько сплюснутые сверху, с толстоватой или округленной верхушкой, 1.25—1.5 мм в диаметре, доли их не килеватые. Семена крупные, 0.75—1 мм в диаметре.

**Распространение.** Южная Америка (Аргентина, Уругвай, Южная Бразилия).

12. ***Chenopodium Burkartii* (Aellen) Worosch.** comb. nov.; *Chenopodium ambrosioides* L. subsp. *Burkartii* Aellen in Fedde, Repert. sp. nov. XXVI (1929). Марь Буркарта.

Стебли прямые, почти голые. Листья, как и цветки (по крайней мере в сухом состоянии), черноватые или зеленовато-бурые, в очертании ланцетные, острые, до 4 см длины, глубоко перисто рассеченные, с немногими (до 4 с каждой стороны) зубовидными, острыми, цельнокрайними, до 5 мм длины, лопастями. Соцветие конечное, метельчатое. Последние веточки соцветия безлистные. Околоцветники при плодах 1.5—2 мм в поперечнике, доли их плосковатые, не килеватые. Семена крупные, 1—1.25 мм в диаметре.

**Распространение.** Аргентина (Конкордия, Кордова, Мисионес), в некоторых местностях часто, как сорняк.

W. N. WOROSCHILOV

## Revision des espèces de *Chenopodium* de la section *Ambrina* (Spach) Hook. fil.

Résumé

Les espèces de *Chenopodium* de la section *Ambrina* (Spach) Hook. fil. se distinguent par leur teneur en huiles d'éther. Ce sont les périgones et les péricarpes, qui sont surtout riches en huiles. L'huile d'éther de toutes les espèces étudiées se caractérise en particulier par la présence d'ascaridol ($C_{10}H_{16}O_2$). On emploie ordinairement contre les vers intestinaux (helminthes) de l'huile de *Chenopodium anthelminticum* L.; mais on a reconnu que l'huile d'autres espèces de *Chenopodium* peut également être employée dans ce but. Pour contrôler cette hypothèse on a fait une collection de 60 échantillons appartenant à cinq espèces de *Chenopodium* de la section *Ambrina*.

L'analyse chimique de ces plantes a montré que la teneur en ascaridol dans l'huile d'ether de la majorité des espèces examinées, notamment *Chenopodium anthelminticum* L., *Ch. ambrosioides* L., *Ch. chilense* Schrad., *Ch. suffruticosum* Willd. est de 55 à 85%. C'est seulement *Ch. integrifolium* Worosch. qui ne contient que de 25 à 35 % d'Ascaridol. Toutes ces espèces contiennent dans leurs périgones et péricarpes secs de 0.4 à 3.8% d'huile d'ether et peuvent etre, excepté *Ch. anthelminticum* L., cultivées dans les régions septentrionales. Ces espèces y donnent des récoltes satisfaisantes et ont une période de végétation de 105 à 130 jours. Seul *Ch. anthelminticum* L. a une période de végétation de 200 jours environ, et ne mûrit pas complètement dans les régions situées au nord de Simféropol et de Krasnodar.

L'étude systématique des espèces de *Chenopodium* de la section *Ambrina* a été faite sur des plantes vivantes ainsi que sur le matériel d'herbier. Les plantes vivantes provenaient de la collection faite dans le jardin expérimental de l'Institut d'Etat des Plantes Médicinales. Pendant les recherches systématiques l'auteur a pu établir le rôle important de la composition chimique, de l'analyse cytologique et des caractères biologiques des plantes. Toutes ces particularités doivent être comptées comme caractères biologiques.

Dans la partie spéciale de la monographie l'auteur donne la description des 12 espèces de *Chenopodium* de la section *Ambrina*. Une de ces 12 espèces est décrite comme nouvelle.

Les espèces suivantes sont décrites dans la partie spéciale:

1. *Chenopodium spathulatum* Sieber
2. *Ch. integrifolium* Worosch. sp. nov.
3. *Ch. ambrosioides* L.
4. *Ch. suffruticosum* Willd.
5. *Ch. tomentosum* Pet.-Thou.
6. *Ch. chilense* Schrad.
7. *Ch. andicola* (Phil.) Reiche
8. *Ch. Venturii* Aellen.
9. *Ch. querciforme* Murr
10. *Ch. anthelminticum* L.
11. *Ch. retusum* Juss.
12. *Ch. Burkartii* (Aellen) Worosch.

Plus loin on décrit les variétés des espèces de *Chenopodium* parmi lesquelles un certain nombre de variétés nouvelles.

Une clef est jointe à la description pour servir à déterminer les espèces.

---

Н. А. ИВАНОВА

# Ассимилирующие органы триб Asparageae и Rusceae

(Получено 8 I 1941)

«Значение морфологических особенностей никогда не бывает абсолютным, их надо оценить, а оценка зависит всего более от понимания истории и общих свойств данного рода, а также и его расселений» (Комаров, Введение к флорам Китая и Монголии, стр. 4).

## I

К числу интереснейших проблем, связанных с изучением эволюционного развития однодольных, относится вопрос о происхождении ассимилирующих органов группы лилейных, объединяемых в трибы *Rusceae* Kunth (роды *Ruscus* L., *Danaë* Medic., *Semele* Kunth) и *Asparageae* Kunth (*Asparagus* L. и *Myrsiphyllum* Willd.). От обычных зеленых листьев эти органы отличаются тем, что помещаются в пазухах мелких чешуевидных листьев и иногда (у *Ruscus* и *Semele*) несут на своих пластинках цветы. Такие особенности характеризуют их как органы стеблевого происхождения, т. е. как видоизмененные ветви или боковые побеги, и в литературе они обычно приводятся под названиями филлокладий или кладодий.

Анатомическое строение их характеризуется своеобразным сочетанием признаков как листа, так и стебля.

Морфологические и анатомические особенности ассимилирующих органов *Asparageae* и *Rusceae* давно обратили на себя внимание исследователей, и тем не менее вопрос о природе их нельзя считать окончательно решенным даже в настоящее время. Одни авторы рассматривают их как видоизмененные боковые ветви (кауломная теория), другие — как органы листового происхождения, сидящие на укороченных боковых побегах и сросшиеся с ними (филломная теория).

В развернувшейся дискуссии о происхождении этих органов активное участие приняли такие выдающиеся ученые, как Декандоль, Ван-Тигем, Дюваль-Жув, Челяковский, Веленовский, Цвейгельт, Арбер, и ряд других представителей различных ботанических дисциплин. В результате накопилась большая литература, всесторонне освещающая строение рассматриваемых растений и содержащая многочисленные и разнообразно аргументированные гипотезы о путях их эволюционного развития.

Интересно отметить, что проблему ассимилирующих органов *Asparageae* и *Rusceae* пытался использовать для своих построений и один из представителей антинаучных течений в биологии, известный натурфилософ Рейнке [15]. Откровенный витализм этого автора настолько примитивен, что в настоящее время вряд ли заслуживает внимания даже как одно из проявлений антидарвинизма, но как определенный момент в истории вопроса работа Рейнке довольно любопытна. Поставив себе целью выяснить, почему и каким путем («warum und wodurch») нормальные ассимилирующие листья у рассматриваемых растений исчезли, заменившись похожими на них и мор-

фологически и анатомически филлокладиями, автор пытается решить эти вопросы, исходя из «телеологической интерпретации» наблюдающихся у них приспособлений. Однако «титаническая попытка» («Titanenversuch») автора не дает результатов, и ответить на поставленные вопросы он признает себя бессильным.

Тем не менее он пробует найти причину изучаемых явлений, основываясь на философских построениях Сакса. Согласно последнему, развитие и форма отдельных органов растения обусловливаются наличием в его соке специальных формообразующих веществ. Приток этих веществ к зачаткам «несоответствующих» органов приводит к замещению их другими образованиями или вызывает развитие органов переходного типа. Но и наивный механизм Сакса не спасает положения, позволяя автору делать явно абсурдные выводы. Отказавшись от них, он в конце концов приходит к заключению, что важнейшим формообразующим фактором, обусловившим развитие филлокладиев, была специфическая «образующая сила» («Bildungskraft») или «образующее стремление» («Bildungstrieb»).

Виталистическая теория Рейнке дальнейшего развития не получила, научная же разработка вопроса долгое время шла по двум основным направлениям — морфологическому и анатомическому, причем выводы морфологов и анатомов обычно не совпадали. Особенно резкую форму противоречия между представителями того и другого направлений приняли в 1913—1915 гг., когда разгорелась полемика между анатомом Цвейгельтом и последователем Веленовского, морфологом Данеком, признававшим в вопросах филогении за данными анатомии и онтогенетического развития только подсобное значение.

## II

Остановимся подробнее на строении интересующих нас растений.

Наиболее изученным представителем *Rusceae* является род *Ruscus* (по-русски — иглица), состоящий из нескольких видов, распространенных в западной и южной Европе, в Крыму, на Кавказе и в Передней Азии. Все они представляют собою небольшие кустарнички с крепкими корневищами и с прямостоячими, в нижней части безлистными стеблями, которые в своих средних и верхних частях ветвятся и несут чешуевидные листья; в пазухах последних помещаются ассимилирующие органы, имеющие вид эллиптических или яйцевидных, цельнокрайних, вечнозеленых листьев, суженное основание которых похоже на черешок. Сочленение при основании, обычно наблюдаемое у настоящих листьев, у *Ruscus* отсутствует. Часть филлокладиев остается стерильной, другая же часть развивает соцветия, сидящие на средней жилке (табл. I, фиг. 1). У *Ruscus Hypophyllum* L. соцветие обычно помещается на нижней, т. е. обращенной к кроющему листу стороне, у *R. aculeatus* L. и близких к нему видов — на верхней и у *R. Hypoglossum* — на той и другой сторонах одинаково часто. Соцветие представляет собою пучок цимозного типа (извилину) и при основании имеет небольшой чешуевидный прицветник, прикрепленный к средней жилке филлокладия. Ветви и главный стебель заканчиваются верхушечными филлокладиями, похожими на обычные боковые, но всегда стерильными и не имеющими при основании кроющих чешуй.

Анатомическое строение филлокладиев тоже имеет ряд особенностей, не наблюдающихся у обыкновенных листьев. У стерильных филлокладиев эти отличия сводятся главным образом к тому, что ксилема в их сосудисто-волокнистых пучках обращена книзу, т. е. к кроющему листу, флоэма — кверху. В обычных же листьях положение ксилемы и флоэмы обратное. Строение нижней, суженной части филлокладиев напоминает стебель: сосудисто-волокнистые пучки собраны радиально в центральный цилиндр, более или менее сплюснутый и окруженный кольцом механической ткани (стереомой). Анатомия фертильных филлокладиев сложнее. Их средняя жилка

ниже соцветия сильно утолщена и содержит несколько сосудисто-волокнистых пучков, образующих центральный цилиндр. Остальные жилки и главная жилка выше соцветия развиты слабее, состоят только из одного сосудисто-волокнистого пучка, который имеет такое же коллатеральное строение, как и пучки стерильных филлокладиев. Однако не редки случаи, когда боковые жилки и верхняя часть главной оказываются состоящими из нескольких радиально расположенных пучков. Такие же жилки наблюдались и у стерильных филлокладиев.

Роды *Danaë* и *Semele* являются монотипными. Первый из них представлен видом *Danaë racemosa* (L.) Moench., распространенным в северной Сирии, в восточном Закавказье и в северном Иране. Подобно *Ruscus*, это маленький вечнозеленый кустарничек с кожистыми листовидными филлокладиями и с прямостоячими ветвистыми стеблями. К роду *Semele* относится эндемичный для Канарских островов вид *Semele androgyna* (L.) Kunth, представляющий собою лазающее растение с длинными ветвящимися стеблями и тоже с кожистыми вечнозелеными филлокладиями.

Важной особенностью этих двух видов, отличающей их от *Ruscus*, является присутствие у них на молодых экземплярах, а иногда и во взрослом состоянии, особых органов ассимиляции, развивающихся непосредственно на корневище и не имеющих при основании кроющих листьев (табл. I, фиг. 4, и табл. IV, фиг. 17). Такие органы ничем существенным не отличаются от обычных прикорневых листьев *Liliaceae* и, по всей вероятности, вполне им гомологичны. Другой особенностью *Danaë* и *Semele* является отсутствие верхушечных филлокладиев. Их осевые органы заканчиваются или соцветием (*Danaë*), или парой супротивно расположенных филлокладиев обычного строения, верхушка же оси атрофируется (табл. I, фиг. 2, 4).

Что же касается положения соцветий, то у *Danaë* все цветы собраны в кисти на концах ветвей, филлокладии же остаются стерильными. От филлокладиев *Ruscus* они отличаются отсутствием утолщенной средней жилки и более «листовым» типом анатомического строения: все жилки содержат только один сосудисто-волокнистый пучок, но расположенный, как и у *Ruscus*, флоэмою кверху.

Соцветия *Semele* устроены по типу соцветий *Ruscus* и помещаются тоже на филлокладиях, но число их на каждом филлокладии может быть разным (от нуля до 6—12), и прикрепляются они к краям филлокладиев (табл. I, фиг. 3). Фертильные филлокладии *Semele* имеют две сильно развитые жилки, проходящие по краю и имеющие то же строение, что и главная жилка у *Ruscus*.

К роду *Myrsiphyllum* относится несколько близких видов, растущих в южной Африке и общим обликом несколько напоминающих *Semele*. Они тоже являются лазающими ветвистыми растениями с листовидными органами ассимиляции, сидящими поодиночке в пазухах кроющих чешуй. Но консистенция ассимилирующих органов *Myrsiphyllum* более нежная, и при основании их имеется сочленение, благодаря которому они в засушенном виде легко осыпаются. В анатомическом отношении они сходны с стерильными филлокладиями *Ruscus* и *Danaë*, но в центральном цилиндре их суженного основания — стереома отсутствует. Интересной особенностью морфологии *Myrsiphyllum* является присутствие в пазухах некоторых кроющих чешуй, на ряду с нормально развитым листовидным органом ассимиляции, удлиненной ветви обычного типа (табл. III, фиг. 5). Соцветия *Myrsiphyllum* помещаются при основании ассимилирующих органов около стороны, обращенной к кроющей чешуе, и представляют собою, так же как и у *Ruscus* и *Semele*, пучки цимозного типа (табл. I, фиг. 6).

Наиболее своеобразным из рассматриваемой группы растений является род *Asparagus* L., состоящий из многочисленных и разнообразных видов, обитающих преимущественно в засушливых областях Старого Света. Его кроющие чешуи часто имеют при основании вырост, который называют

«шпорцем» или «шпорой» (табл. I, фиг. 7, 8). Шпорец иногда достигает значительных размеров и имеет вид крепкого шипа или колючки. В пазухе кроющего листа помещается пучок цилиндрических или трехгранно-сплюснутых ассимилирующих органов, «игол», имеющих при основании сочленение и сидящих на небольшом мозолистом бугорке (табл. I, фиг. 5). Пучки игол могут содержать также ветвь, которая всегда является непосредственным продолжением бугорка и занимает в пучке центральное положение. Рядом с главной ветвью, по бокам ее, иногда развиваются более слабые ветви, в некоторых случаях сопровождаемые еще более слабыми веточками. Кроме ветвей пучки часто содержат соцветия или отдельные цветы, у наших видов обычно в числе двух. Если в пучке имеется ветвь, то цветы и соцветия помещаются по обеим сторонам ее, т. е. там же, где развиваются и боковые ветви. Нередко наблюдаются в пучках еще особые маленькие, тонкопленчатые, беловатые чешуйки, происхождение которых разными авторами толкуется различно. Сравнительно редко иглы, цветы и ветви встречаются вместе в пазухе одной и той же кроющей чешуи; обычно те или другие из названных органов отсутствуют, и часто пучок состоит из одних только игол. Анатомическое строение последних резко отличается от того, что имеется у других *Asparageae*. Каждая игла имеет только одну жилку, состоящую из сосудисто-волокнистых пучков, радиально расположенных, но не окруженных стереомой.

## III

Особенно оживленную дискуссию вызвало строение органов ассимиляции трибы *Rusceae*. Уже в первом описании представителей этой группы (двух видов *Ruscus*), сделанном за 300 лет до нашей эры Теофрастом, было отмечено, что плоды у этих растений развиваются на средней жилке листа (цитирую по Арбер [3], стр. 246). Обыкновенными листьями считали рассматриваемые органы и все ботаники долиннеевского и линнеевского периодов.

Но в первой половине прошлого столетия появились указания и на стеблевую природу ассимилирующих органов *Ruscus*. Впервые такая мысль была высказана в 1820 г. Турпэном [53] (цитирую по Дюваль-Жуву [29], стр. 143), а затем Декандоллем [23] (стр. 430), Неэсом [44] и Сент-Илэром [47] (стр. 226).

Несколько позднее Вебб и Бертело [58] описали как измененные ветви ассимилирующие органы *Semele*, и одновременно с ними та же трактовка Кунтом [42] была распространена на ассимилирующие органы всех *Rusceae*.

Дальнейшее развитие кауломная теория получила у Шахта [48], сделавшего ряд важных наблюдений над морфологическим и анатомическим строением *Ruscus*. В его работе впервые появились указания на отсутствие у этих растений кроющих листьев при основании верхушечных филлокладиев, а также на то, что положение соцветия на верхней или на нижней стороне листовидных органов у разных видов *Ruscus* различно. У Шахта мы находим и первое описание онтогенетического развития надземных органов этих растений, иллюстрируемое хорошими рисунками. Основываясь на своих наблюдениях, Шахт трактует ассимилирующие органы *Ruscus* как ветви с листовидно разросшимися крыльями.

К мысли о стеблевом происхождении филлодиев *Ruscus* пришел и Кло [19], наблюдавший случаи тератологического появления цветов одновременно на обеих сторонах их листовидной пластинки. В том же смысле высказался и Ковэ [15].

Новые аргументы в пользу кауломной теории приводятся Челяковским [17]; с его точки зрения, ассимилирующие органы всех представителей *Asparageae* и *Rusceae*, как фертильные, так и стерильные, вполне гомологичны друг другу. Стеблевая же природа органов ассимиляции *Semele* и *Asparagus* ему представляется не вызывающей сомнений. Учитывая способность филлокладиев *Rusceae* развивать генеративные органы, Челяковский делает вывод, что они представляют собою соответственно измененные оси соцветий.

Полемизируя с защитниками филломной теории, Челяковский доказывает ошибочность утверждения последних о сходстве анатомического строения листовидных органов ассимиляции со строением настоящих прикорневых листьев *Danaë*. Он обращает внимание также на то, что, согласно теории «листа», соцветия с их прицветниками должны помещаться обязательно на верхней в морфологическом смысле стороне ассимилирующих органов, т. е. на стороне, к которой обращена ксилема сосудисто-волокнистых пучков. В действительности же такой приуроченности не наблюдается.

Еще более убедительные доказательства стеблевой природы филлокладиев *Rusceae* мы имеем в трудах Дютэйи, Бернатского, Шафера и Венк.

Работа Дютэйи [27] посвящена истории онтогенетического развития ряда представителей подсем. *Asparagineae*, и в ее текстовой части группе *Rusceae* (роду *Ruscus*) уделена всего лишь одна страница. Вероятно, по этой причине исследования Дютэйи остались неизвестными большинству последующих авторов. Между тем по четкости аргументации и по ка-

честву приложенных рисунков эта работа, несмотря на ее малый объем, является одним из лучших исследований по вопросу о генезисе филлокладиев *Rusceae*.

Стеблевую природу последних Дютэйи доказывает следующими фактами. Филлокладии *Ruscus aculeatus* закладываются в виде простых сосочков в пазухах зачатков чешуевидных листьев. По мере развития сосочки удлиняются и сплющиваются, приобретая листовидную форму. Уже на ранней стадии развития на внутренней стороне их появляется поперечная морщина — зачаток кроющей чешуи соцветия. Самое соцветие закладывается в пазухе этой чешуи тоже в форме сосочка, на котором скоро появляются вторичные сосочки — зачатки разветвлений соцветия (табл. IV, фиг. 2—5).

Если бы, рассуждает автор, филлокладий был листовым органом, сидящим на рудиментарной боковой оси, его зачаток имел бы вид сосочка, развивающегося на другом сосочке — зачатке оси. На самом же деле зачаток филлокладия сидит непосредственно в пазухе зачатка листа, и, следовательно, сам филлокладий является осевым органом. Второе доказательство его стеблевой природы автор видит в положении зачатков соцветия и его кроющей чешуи. Так как соцветие закладывается в пазухе этой чешуи, последняя может быть только листом, листья же развиваются не на листьях, а на стеблевых органах. Третий аргумент автора — превращение верхушечного сосочка в точке роста стебля в зачаток верхушечного филлокладия, являющегося прямым продолжением стеблевой оси, а не развивающегося сбоку от короткого верхушечного сосочка, как это бывает при закладывании верхушечных листьев *Polygonatum* (табл. IV, рис. 7).

Интересная работа Бернатского [11] посвящена филлокладиям рода *Ruscus*. Аргументация этого автора сводится к следующему.

Нормальные ассимилирующие листья однодольных всегда занимают на стебле боковое положение. В тех случаях, когда они кажутся верхушечными (например, у *Polygonatum*), при основании их, хотя бы на молодой стадии развития, сохраняются остатки редуцировавшейся верхушки стебля. Между тем у *Ruscus* стебель заканчивается стерильным филлокладием, при основании которого никаких рудиментов стеблевой верхушки никогда не бывает. Следовательно, верхушечный филлокладий не может быть образованием листового происхождения.

О стеблевой природе верхушечных филлокладиев свидетельствуют также многочисленные случаи их тератологических изменений, наблюдавшиеся автором у *Ruscus aculeatus*: вместо одной листовой пластинки на верхушечном филлокладии оказывалось несколько, звездообразно сросшихся по средней жилке. Листообразные пластинки в таких случаях, по мнению автора, соответствуют разросшимся ребрам стебля.

Весьма показательно у *Ruscus aculeatus* и положение филлокладиев в системе побегов. На главном стебле молодых экземпляров этого вида самые нижние кроющие листья располагаются мутовчато; из пазух их в одной и той же мутовке могут выходить и обычного типа боковые ветви, и отдельные филлокладии (табл. III, рис. 1). Таким образом, филлокладии в данном случае являются органами, замещающими боковые ветви.

На ранних стадиях развития филлокладии и их кроющие листья кажутся очень похожими друг на друга, однако жилкование их резко различно. В кроющий лист из главного стебля входят три отдельные жилки, которые недалеко от верхушки листа исчезают. Такое жилкование характерно для листьев, особенно для листьев однодольных. Филлокладий же у места своего прикрепления имеет только одну жилку, которая затем расщепляется, но ветви ее у верхушки сливаются снова. Все эти жилки, с точки зрения автора, есть не что иное, как подвергшийся расщеплению центральный цилиндр стеблевого типа.

Анатомические особенности филлокладиев тоже имеют ряд черт стеблевого характера. Расположение сосудисто-волокнистых пучков в стерильных филлокладиях в общих чертах можно назвать однорядным. Однако более точное исследование их показывает, что пучки соединены в группы, окруженные кольцом стереомы и обнаруживающие признаки радиального строения. Таким образом, каждая группа вместе со своей стереомой действительно соответствует центральному цилиндру, и анатомия филлокладиев дает картину строения не листа, а сильно сплюснутого стебля.

К тем же выводам приходит автор и на основании изучения устьиц. Последние распределяются по обеим сторонам филлокладиев равномерно, между тем как на настоящих ассимилирующих листьях других *Liliaceae* они обычно имеются только на нижней стороне. Встречаются у *Ruscus* устьица и по краю филлокладиев, чего у настоящих листьев никогда не наблюдается.

Прямым продолжением исследований Бернатского является работа Шафера [52] над органами ассимиляции *Danaë racemosa*. Изучение морфологии этого растения связано со значительными трудностями, так как следы стеблевого происхождения филлокладиев у него утрачены полнее, чем у *Ruscus*. Тем не менее аргументация автора представляется весьма убедительной. Шафер обращает внимание на то, что боковые ветви *Danaë* обычно бывают заметно сплюснутыми, и вследствие этого в анатомическом строении их появляются признаки, сближающие их с филлокладиями. В этих последних стеблевой тип строения (сплюснутый центральный цилиндр, окруженный кольцом стереомы) сохраняется только на разрезах, сделанных у самого основания. Выше разрезы делаются асимметричными: на одной половине центральный цилиндр с его стереомой сохраняется, хотя и становится более сплющенным, на другой же половине стереома исчезает, и пучки приобретают «листовое» расположение. Такая асимметрия находится в зависимости от поворота филлокладия в верти-

кальное положение: часть его, сохраняющая стеблевой тип строения, обращена книзу и служит для поддержания основания в скрученном состоянии.

Еще выше стереома исчезает совсем, и обычно все пучки принимают «листовое» положение. Однако наблюдаются случаи, когда пучки остаются ориентированными не одинаково, и для доказательства стеблевой природы филлокладиев такие факты Шафер считает особенно ценными.

Подтверждает его выводы и строение устьиц. На верхней стороне филлодиев многие устьица не способны функционировать: одни из них оказываются недоразвитыми, другие— потерявшими способность к функционированию вследствие вторичных изменений замыкающих клеток.

Что же касается тех органов ассимиляции у *Danaë*, которые имеют вид прикорневых листьев, то на природу их уже ранее были высказаны две различные точки зрения: Бернатский считал их стеблевыми образованиями, соответствующими верхушечным филлокладиям *Ruscus*; Веленовский же утверждал, что это настоящие прикорневые листья. Шафер присоединяется к точке зрения Веленовского, указывая следующие отличия их от стеблевых филлокладиев: 1) ясное расчленение этих органов на черешок и пластинку, 2) характерную для однодольных форму основания черешка в виде влагалища, 3) трубкообразное свертывание пластинки в молодом состоянии, 4) нормальное развитие всех устьиц. Решающим же аргументом в пользу листовой природы их Шафер считает особенности нервации. В каждой из них из стебля выходят три жилки, от которых в пластинке отделяются боковые ответвления. Такая нервация типична для настоящих листьев однодольных и не наблюдалась в несомненных филлокладиях.

Наконец, еще более убедительные аргументы в пользу кауломной теории мы имеем в недавно опубликованной работе Сузанны Венк, посвященной анатомическому строению и истории онтогенетического развития филлокладиев *Rusceae*. Обстоятельные исследования автора над их онтогенетическим развитием (отчасти повторяющие исследования Дютэйи), сопровождаемые превосходными рисунками, не оставляют сомнений в правильности выводов о стеблевой природе этих органов.

С своеобразной точки зрения подходит к вопросу о происхождении филлокладиев *Rusceae* Цвейгельт [62]. Основным моментом в концепции этого автора является сходство анатомического строения филлокладиев *Semele androgyna*, с одной стороны, и *Ruscus hypoglossum* и *R. hypophyllum* — с другой. У всех названных видов центральный цилиндр, входящий в филлокладий, по наблюдениям автора, расщепляется в нем на пять неодинаковой мощности цилиндров. Наиболее мощными из них являются цилиндры (жилки), несущие соцветия — средний у *Ruscus* и краевые у *Semele*. Филлокладии того и другого типов вполне гомологичны, и их общая исходная форма («Urphyllokladium») рисуется автору как листовидный орган с пятью продольными, одинаково сильными жилками, каждая из которых несет по одному или по нескольку соцветий.

Дальнейшая эволюция этого органа определилась тем, какие из его соцветий подверглись редукции и исчезли и какие сохранились. От типа *Ruscus hypoglossum* автор выводит филлокладии *R. aculeatus*, у которого строение центрального цилиндра сохранилось лишь в средней жилке, все же боковые жилки содержат только один сосудисто-волокнистый пучок. Заключительным звеном этого ряда Цвейгельт считает *Danaë racemosa*, филлокладии которой сохранили центральный цилиндр только в самой нижней своей части и совершенно утратили соцветия.

Разработанная Цвейгельтом теория эволюции филлокладиев *Rusceae* вызвала резкую критику со стороны Данека [21], утверждавшего, что, несмотря на многочисленность тератологических изменений филлокладиев *Ruscus*, ни разу не были найдены какие-либо образования, которые можно бы было рассматривать как возврат к типу реконструированной Цвейгельтом предковой формы.

Не подтверждается эта теория и никакими другими фактами.

Чтобы закончить обзор высказываний авторов, видящих в филлокладиях дериваты осевых органов, можно упомянуть еще о своеобразных, но не аргументированных взглядах Кло и Бэйона на строение органов *Danaë racemosa*. Кло [19] рассматривает филлокладии этого растения как метаморфизованные цветоножки; Бэйон же [18], напротив, полагает, что его цветоножки представляют собою фертильные филлокладии, несущие цветок на своей верхушке.

Переходя теперь к воззрениям представителей филломной теории, необходимо отметить, что первоначальный взгляд на филлокладии *Rusceae* как на простые ассимилирующие листья существовал лишь у ботаников долиннеевского и начала послелиннеевского периодов и никем аргументирован не был. Позднейшие представления о них были значительно сложнее.

Основателем филломной теории является Кох [41], трактовавший филлокладий *Ruscus* как лист с приросшей к нему до середины его длины веточкой, на которой часто развивается соцветие.

Обоснование и дальнейшее развитие этот взгляд получил у Дюваль-Жува и Ван-Тигема, которые рассматривают фертильный филлокладий *Ruscus aculeatus* как самый нижний лист, профилл («primfeuille»), развившийся на приросшей к нему цветоносной веточке и сильно разросшийся в связи с редукцией этой веточки и ее кроющего листа. Выводы свои оба эти автора основывают главным образом на анатомических данных.

Согласно Дюваль-Жуву [29], стерильные филлокладии *Ruscus* имеют вполне листовое анатомическое строение. У фертильных же филлокладиев средняя жилка ниже соцветия устроена по типу стебля, но выше соцветий она опять приобретает листовые особенности. Общее строение фертильного филлокладия Дюваль-Жув сравнивает со строением приросших к своим прицветникам соцветий липы, *Thesium ebracteatum*, *Bougainvillea* и *Erythrochiton hypophyllanthus*. Стерильный же филлокладий он принимает за профилл, уже утративший свой осевой орган.

Анатомические данные Дюваль-Жува были дополнены Ван-Тигемом [54]. Сравнивая ассимилирующие органы *Rusceae* с такими филлокладиями, стеблевая природа которых не вызывает сомнений (филлокладии *Opuntia*, *Epiphyllum* и ряда других растений), он устанавливает принципиальные отличия в их анатомическом строении, подтверждающие листовой характер органов ассимиляции *Rusceae*. При этом Ван-Тигем выясняет весьма существенные подробности, ускользнувшие от внимания Дюваль-Жува, а именно: 1) противоположное типичному для листьев положение сосудисто-волокнистых пучков (ксилема обращена книзу) и 2) приуроченность соцветий то к нижней, то к верхней стороне филлокладиев. Первая особенность вполне соответствует тому, что и должно быть, если рассматриваемые органы действительно представляют собою дериваты профиллов, сидящие на редуцированных боковых ветвях. Но появление соцветий на верхней (спинной) стороне филлокладиев противоречит концепции автора, и для объяснения этого факта он вынужден ограничиться замечанием, что здесь мы имеем дело с какой-то аномалией в строении соцветия. Возражая против положения современных ему морфологов, что «не бывает листа в пазухе листа» и что «все, что находится в пазухе листа, есть ветвь», он настаивает на замене слова «ветвь» словом «побег», подводя, таким образом, под свою концепцию базу морфологического закона.

Позднее, однако, «теория профилла» была на долгое время оставлена, и лишь сравнительно недавно она получила новую аргументацию в работе Агнес Арбер [3]. Доказательство листовой природы органов ассимиляции *Rusceae* этот автор видит прежде всего в их общей форме и в характере нервации, напоминающей строение настоящих листьев некоторых *Liliaceae*. Второй ее аргумент — присутствие у *Ruscus*, а иногда и у *Semele*, верхушечных филлокладиев. Этот факт, обычно приводившийся в качестве доказательства в пользу кауломной теории, Арбер трактует в совершенно противоположном смысле, ссылаясь на исследования Квева (Queva), утверждавшего, что стебли линейного *Uvularia grandiflora* Sm. оканчиваются настоящим листом.

Далее она пытается доказать гомологию филлокладиев *Rusceae* с пластинками прикорневых листьев *Danaë* и *Semele*. Мысль свою она иллюстрирует следующей схемой предполагаемого метаморфоза листьев у *Rusceae*. Наиболее полно развитыми у них являются прикорневые листья, состоящие из пластинки и черешка, основание которого расширено в более или менее длинное влагалище. Из этого типа, путем утраты пластинки, а затем и черешка, она выводит строение чешуевидных листьев, которые, таким образом, считает гомологами листового влагалища. Другой тип редукции, когда исчезает влагалище и сильно укорачивается черешок, по ее мнению, приводит к типу строения филлокладиев. Затруднение в гомологизации их, зависящее от неодинакового положения в системе органов (прикорневые листья сидят на главной оси растения, филлокладии — на рудиментарных боковых), Арбер обходит, указывая на такие же отношения у сосен, сеянцы которых тоже развивают листья на главном стебле, тогда как взрослые растения несут их только на укороченных боковых побегах.

Важным доказательством того, что филлокладии представляют собою именно профилл, а не какое-либо другое образование листового происхождения, она считает особенности жилкования филлокладиев *Semele*. Сильное развитие у них пары боковых жилок и отсутствие главной средней жилки она сравнивает с наличием у типичных профиллов двух килей, тоже занимающих боковое положение. Возражая авторам, которые сильное развитие тех или других жилок ставят в зависимость от расположения на филлокладии соцветий, Арбер высказывает убеждение, что положение самых соцветий определилось положением главных жилок, на которых они легче могли получить необходимые им питательные вещества и воду.

По вопросу о причинах своеобразного жилкования филлокладиев *Semele* она полемизирует также с Ван-Тигемом. Согласно последнему, сильные жилки филлокладиев *Semele* образовались из приросших к профиллу осей соцветия, представляющего двойную цимму, состоящую из пары симподиев. В ответ на это предположение она указывает, что сильные жилки иногда развиваются и на стерильных филлокладиях, следовательно без всякой связи с соцветиями, и что нет прямых доказательств соответствия между характером жилкования и строением цимозного соцветия: нет конечного цветка ни у места расхождения двух главных жилок, ни на концах их разветвлений, ибо пучки цветов сидят не на концах жилок, а в пазухах чешуевидных прицветников.

Указывает Арбер и на положение ксилемы и флоэмы в сосудисто-волокнистых пучках филлокладиев, соответствующее тому, что должно быть у профиллов.

Что же касается вопроса о судьбе боковой оси, давшей начало профиллу, то выводы Арбер не совсем совпадают с выводами старых ботаников – создателей теории профилла. По ее наблюдениям, радиальная структура в филлокладиях *Rusceae* не является исключительной особенностью жилок, несущих соцветия; она встречается и в стерильных филлокладиях, и во второстепенных жилках фертильных филлокладиев, равно как и над соцветием в главной жилке филлокладиев *Ruscus*. Эти факты убеждают Арбер в ошибочности представ-

ления Дюваль-Жува и Ван-Тигема о принципиальном различии в генезисе стерильных и фертильных филлокладиев (у первых ось соцветия исчезла, у вторых она приросла к профиллу) и заставляют ее притти к выводу, что эта ось сохраняется всегда, но не во всех случаях развивает цветы, и что срастание ее с профиллом оказывается более глубоким, чем это предполагалось ранее. Профилл, по мнению Арбер, «абсорбировал» ось и, приобретя вследствие этого некоторые ее свойства, в основном удержал свой собственный, «листовой» тип анатомического строения.

Представление Арбер об абсорбировании оси соцветия дает некоторое объяснение и трудному для сторонников теории профилла обстоятельству, что соцветия *Rusceae* развиваются не только на брюшной поверхности филлокладиев, но и на спинной стороне и по краям их. Тем не менее Арбер признает, что в этом вопросе еще многое остается неясным.

Менее уверен в своих выводах другой сторонник теории профилла, Жуайе [10], взгляды которого во многом существенно отличаются от взглядов Арбер и ее предшественников. Разногласия касаются прежде всего значения соцветий в филогенезе ассимилирующих органов. По Жуайе, это не один из первичных органов, путем трансформации которых выработались современные филлокладии, а новообразование — их добавочное, производное. Соцветия на профиллах *Rusceae*, по Жуайе, появляются так же, как выводковые почки на листьях некоторых растений. Вторичностью их появления он и объясняет не одинаковое у разных видов положение соцветий на филлокладиях и частое их отсутствие. Иначе, чем Арбер, представляет Жуайе и судьбу боковых побегов: они, по его мнению, дали начало профиллам, а затем исчезли, не сохранившись ни на фертильных, ни на стерильных филлокладиях.

Остановимся теперь на аргументации, выдвигаемой в пользу теории профилла. Важнейшим доводом, на котором базировались ее основатели, было сходство морфологии и анатомии филлокладиев со строением обыкновенных ассимилирующих листьев. Особенно большое значение придавалось анатомии. Однако этот аргумент, как мы видели выше, в настоящее время, в результате более точных исследований, можно считать отпавшими. Что же касается морфологического сходства, то оно могло бы иметь серьезное значение лишь в том случае, если бы подтверждалось данными онтогенетического развития. Этого же на самом деле нет, и исследования Дютэйи и Венк ясно показывают, что листовые черты строения в филлокладиях *Rusceae* являются вторичными.

Мало убеждают и аргументы, вновь выдвинутые Арбер. Ее попытка доказать листовую природу верхушечных филлокладиев *Ruscus* ссылкой на существование верхушечных листьев у *Uvularia grandiflora* в лучшем случае может показать возможность такого предположения, но она его ни в какой мере не доказывает. Данные же Дютэйи и Венк по истории развития не оставляют сомнений в том, что верхушечные филлокладии являются измененными верхушками стебля.

Нельзя считать удачной и попытку Арбер провести гомологию между филлокладиями и пластинками прикорневых листьев *Danaë* и *Semele*. Филлокладии, с ее точки зрения, — дериваты профиллов. Эти же последние, как известно [46], представляют собою органы, развившиеся из базальной части листа — из сросшихся прилистников или из листового влагалища. Пластинка и черешок в их развитии участия не принимали и, следовательно, не могут быть гомологичными и никаким их производным, какую бы форму те впоследствии ни получили.

Наконец, расположение главных жилок на филлокладиях *Semele*, которое Арбер ставит в связь с положением главных жилок на профиллах, допускает и другие объяснения, тем более вероятные, что тип жилкования филлокладиев *Semele* у других *Rusceae* не наблюдается.

Своеобразная точка зрения на строение филлокладиев *Rusceae* была высказана Веленовским. Последний считает, что стерильные и фертильные филлокладии генетически совершенно различны. Первые у всех *Rusceae* представляют собою обыкновенные листья, сидящие на верхушке редуцированной боковой оси и гомологичные пластинкам прикорневых листьев *Danaë* и *Semele*. Фертильные же филлокладии *Ruscus*, по его мнению, являются сложным образованием, состоящим из оси соцветия, на верхушке которой находится пучок цветов и два супротивно расположенных прицветника неравной величины. Больший из них соответствует верхней (выше места прикрепления цветов) части филлокладия, а его основание, крыловидно избегающее на ось соцветия, вместе с последней составляет его нижнюю часть. Второй прицветник, обычно небольшого размера, служит кроющим листом соцветия. Фертильные филлокладии *Semele* образовались путем срастания органов типа фертильных филлокладиев *Ruscus*, причем каждая из сросшихся частей несет отдельное соцветие. Выводы свои Веленовский основывает преимущественно на фактах тератологического изменения филлокладиев.

Концепция Веленовского была переработана и дополнена Данеком [20], изучавшим нервацию, тератологию и анатомию *Rusceae*. Стерильные побеги *Danaë* и *Semele* Данек, следуя Веленовскому, рассматривает как укороченные побеги, несущие на верхушке обыкновенный ассимилирующий. Несколько сложнее он представляет себе строение стерильных филлокладиев *Ruscus*: здесь, по его мнению, брахибласт (укороченная веточка) является крыловидно расширенным и постепенно сливается с верхушечным листом. Фертильные же филлокладии *Ruscus* представляют крыловидно расширенную ось соцветия, заканчивающуюся двумя верхушечными прицветниками, в пазухе которых и помещается соцветие. Один из прицветни-

ков увеличивается в размерах и сливается с крыловидными выростами оси, которые обра стают его также и с краев.

Концепция Веленовского — Данека сделалась предметом обстоятельной критики Цвей гельта [62], главнейшие возражения которого, направленные преимущественно против Данека сводятся к следующему. Данек строит свои выводы главным образом на основании поверх ностного изучения морфологических особенностей и недооценивает данных анатомии и истории онтогенетического развития. Данек утверждает, что верхняя (выше соцветия) част филлокладия и верхушечный лист (прицветник) — равноценные органы, сидящие на вер хушке одной и той же боковой оси. Если бы дело обстояло действительно так, то оба они по отношению к этой оси были бы ориентированы одинаково, т. е. положение их морфо логически верхних (а следовательно и нижних) сторон было бы симметричным. Морфоло гически же «верхней» стороной листа или листовидного органа мы можем называть тольк ту, к которой обращен гадром (ксилема) коллатеральных сосудисто-волокнистых пучков Между тем положение гадрома в филлокладии и в прицветнике как раз обратное тому что требует теория: и в том и в другом гадром обращен в сторону кроющего листа, и таким образом, ориентированы они в отношении предполагаемой боковой оси по-разному.

Далее, если бы верхушка укороченной боковой оси (брахибласта) заканчивалась ли стом, дальнейший рост этой оси был бы невозможен. Данек, однако, полагает, что ее крыль срастаются с верхушечным листом и обрастают его по краям. Получается невероятно слож ный орган, представляющий собою, по формулировке Цвейгельта, посередине лист, а снизу (при основании), с боков и сверху (так как краевые жилки, принадлежащие, по Данеку крыльям оси, достигают верхушки филлокладия) — стебель. Нигде больше подобного обра стания листа стеблем Цвейгельт не знает.

Не подтвердились и анатомические данные Данека. По утверждению этого автора центральный пилиндр средней жилки в филлокладиях *Ruscus hypoglossum* у соцветия резк обрывается, и выше соцветия в средней жилке остается лишь один сосудисто-волокнисты пучок листового типа, т. е. коллатеральный. Исследования же Цвейгельта показали, чт центральный цилиндр продолжается на некотором расстоянии и выше соцветия и что пе реход его в коллатеральный одиночный пучок совершается постепенно. Не верно, по Цвей гельту, и указание Данека на то, что анатомическое строение верхней части филлоклади одинаково со строением прицветника: все жилки последнего вполне листовые, и никаки следов центрального цилиндра в них не наблюдается.

Тяжелым ударом по теории Данека были и исследования Цвейгельта над строение верхушечных филлокладиев *Ruscus*: центральный цилиндр в его средней жилке оказалс сплюснутым, а одиночные сосудисто-волокнистые пучки остальных жилок — ориентирова ными в разных жилках по-разному. Получилась, таким образом, картина сплющивания расщепления единого центрального цилиндра на отдельные, параллельные между собо сосудисто-волокнистые пучки, но отнюдь не тип жилкования, характерный для лист однодольных.

Что же касается тератологических изменений, которым так много значения придавал и Веленовский и Данек, то частую встречаемость их у *Rusceae* Цвейгельт объясняет тем что филлокладии этих растений являются органами новыми, еще не вполне сформирова шимися и поэтому подверженными сильной изменчивости.

Критика Цвейгельта вызвала ответную статью Данека [21], в которой тот резко во ражает против всех выдвинутых против его теории аргументов.

Однако доводы, приводимые им в защиту своих воззрений, мало убедительны.

Критику теории Веленовского мы имеем также в работе Арбер [3], которая считае совершенно невероятной и противоречащей здравому смыслу мысль, что столь сходны между собою проксимальная и дистальная части фертильного филлокладия *Ruscus* не гомо логичны между собою. Столь же невероятным представляется ей и предположение о совер шенно различном происхождении проксимальной части фертильного филлокладия и ничем от нее не отличающейся той же части филлокладия стерильного.

Подведем же итоги различным и нередко противоречивым высказываниям исследова телей о природе ассимилирующих органов *Rusceae*.

Основная, разносторонне аргументированная точка зрения сторонников кауломно теории предполагает, что эти органы представляют собою листовидно измененные боковы ветви с ограниченным ростом. Другая, не получившая признания и в настоящее врем забытая гипотеза Челяковского трактует их как дериваты осей сложно построенно соцветия.

Не одинаковы и воззрения представителей филломной теории. Большинство из ни рассматривает филлокладии как профиллы с приросшими к ним осями соцветия, которы на стерильных филлокладиях считаются или исчезнувшими (Дюваль-Жув, Ван-Тигем), ил только утратившими способность развивать цветы (Арбер). Вместе с тем существует и точк зрения Жуайе, предполагающая, что соцветия на филлокладиях являются добавочными орга нами последних.

Наконец, наиболее сложная концепция Веленовского-Данека трактует стерильны филлокладии как укороченные побеги с обыкновенным ассимилирующим листом ил с профиллом на верхушке, цветоносные же — как сложные органы, образовавшиеся в р зультате срастания крылатой оси соцветия с его листовидным прицветником.

Весьма дискуссионным является в литературе и вопрос о происхождении ассимил

рующих органов, так называемых «игол», у рода *Asparagus*. Их точно так же трактуют и как стеблевые, и как листовые образования.

У Линнея [43] (стр. 313) они называются листьями, а сидящие при основании пучков таких игол чешуевидные листья — прилистниками, и те же наименования встречаются у ряда других авторов прошлого столетия. Правильно определил природу чешуевидных органов Декандолль [23], признавший их рудиментами настоящих листьев (т. I, стр. 333). Несколько позднее Кох [41] (стр. 704) указал, что пучки «листьев» у *Asparagus* помещаются на укороченных пазушных веточках.

Детальной разработки и дальнейшего развития точка зрения Линнея не получила, и уже в прошлом веке господствующим воззрением на происхождение органов ассимиляции *Asparagus* стала кауломная теория. Основателями ее в применении к названному роду следует, повидимому, считать братьев Бравэ [13] (стр. 207), утверждающих, что так называемые листья *Asparagus* не что иное, как стерильные цветоножки, которые благодаря «жизненным узлам» (noeuds vitaux), находящимся при их основании, постоянно порождают одна другую («naissent mutuellement les uns des autres»).

Почти такое же понимание природы этих органов имеется и у Долля [26] (стр. 201). Согласно этому автору, они представляют собою безлистные ветви, которые, делясь при основании, образуют пучки игол.

Близка к взглядам Бравэ и точка зрения Видлера [60], полагавшего, что пучок игол есть дихазий из стерильных ветвей соцветия, сидящий на укороченной пазушной оси.

Цвейгельт [61] также признает за пучком игол цимозное строение (Doppelwickel); однако он утверждает, что, так как анатомия цветоножек и игол очень различна, иглы, по всей вероятности, никогда не развивали цветов и что морфологическая дифференцировка между цветоножками и иглами произошла в весьма отдаленное время.

Значительно сложнее представлял себе строение пучка игол Челяковский [17]. С его точки зрения, разные иглы из одного и того же пучка имеют неодинаковое происхождение. Самая верхняя из них (она обычно бывает и самой крупной) занимает центральное положение в пучке и является измененной ветвью. Все остальные иглы представляют собою цветоножки, которые собраны в два пучка, помещающиеся при ее основании; верхние из них несут цветы, а остальные стерильны и морфологически не отличимы от самого верхнего филлокладия.

Сходные воззрения были высказаны и Веленовским [57]. Он тоже считает, что пучок игол (кладодий) состоит из одной верхушечной кладодии и двух пучков цимозного типа (Wickel).

Превращение же цветоножек в «иглы» произошло, по мнению Рейнке [45], в результате позеленения соцветия. Исходная форма рода этому автору рисуется как имеющая узкие цилиндрические иглы типа *Asparagus officinalis*, собранные в пучки в большом количестве. Близким производным типа *Asparagus officinalis* он считает тип *Asparagus falcatus*, пучки которого содержат небольшое число сплюснутых, но узких игол. Заключительным же звеном этого ряда ему представляется *Asparagus medeoloides* (*Myrsiphyllum asparagoides*), ассимилирующие органы которого имеют вполне плоскую, листовидно расширенную пластинку и сидят в пазухах кроющих листьев по одному.

В новейшее время воззрение на иглы *Asparagus* как на органы стеблевого происхождения поддерживалось Жуайе и Арбер, а также Глюком.

Жуайе [33], подобно большинству старых авторов, считает их измененными цветоножками, между тем как Глюк за настоящие цветоножки принимает лишь верхние членики последних (т. е. перикладии), нижние же части их рассматривает как ветви соцветия, гомологизируя с ними и иглы. Арбер же полагает, что иглы правильнее рассматривать как вегетативные побеги. Свою точку зрения она первоначально аргументировала тем, что ею наблюдались на иглах около их основания маленькие чешуйки, которые, по ее мнению, являются листьями. Позднее это наблюдение она признала ошибочным [5], но в защиту своего воззрения выдвинула новый аргумент, а именно расположение органов, составляющих пучок (игол, ветвей, соцветий, мелких пленчатых чешуй) на ранних стадиях его развития.

Интересную аргументацию получила в настоящее время и филломная теория в работе Стефанова [51]. Главное доказательство листовой природы игол Стефанов видит в том, что последние имеют при своем основании такое же сочленение, как и многие настоящие листья. Этот признак сближает их с листовидными органами *Myrsiphyllum* и с листьями некоторых линейных, родственных трибе *Asparageae*. Далее этот автор констатирует, что иглы никогда не несут на себе никаких рудиментов листовых органов. Полемизируя с Арбер, он утверждает, что замеченные ею мелкие чешуйки прикрепляются в пучке ниже сочленения, т. е. сидят не на самых иглах, как думала Арбер, а рядом с ними, у их основания. Эти чешуйки Стефанов рассматривает как кроющие листья, гомологичные тем, которые у *Myrsiphyllum* помещаются на тонких ветвях при основании листовидных органов ассимиляции и которые он считает профиллами. Рассматривая строение пучков игол *Asparagus albus*, содержащих чешуйки в большом количестве, он приходит к заключению, что такие пучки образовались путем укорачивания междоузлий из ветвей, устроенных по типу тонких ветвей *Myrsiphyllum*. Таким образом, по Стефанову, каждая игла пучка гомологична листовидному профиллу *Myrsiphyllum* и, следовательно, тоже является дериватом профилла.

Далее автор, следуя схеме Арбер (см. выше), пытается установить гомологию между частями вполне развитого листа однодольных и ассимилирующими органами *Asparagus*

и *Myrsiphyllum* и приходит к выводу, что ассимилирующие органы *Myrsiphyllum* соответствуют листовой пластинке, а иглы *Asparagus* — листовому черешку. Свое заключение о листовой природе игол он подкрепляет исследованиями над анатомией *Asparagus* и некоторых других лилейных. Все виденные им поперечные разрезы через стебли и ветви последних оказались имеющими вокруг центрального цилиндра кольцо механической ткани (стереому). Но в листовых черешках, сосудисто-волокнистые пучки которых тоже располагаются радиально, кольцо стереомы отсутствует. Не оказалось его и в иглах *Asparagus*, хотя в стебле последнего стереома развита хорошо.

Менее изучен по сравнению с другими *Asparageae* и *Rusceae* южноафриканский род *Myrsiphyllum* Willd. Цветы его имеют то же строение, что и цветы *Asparagus*, и потому многие авторы (Kunth, Baker, Reinke, Velenovsky, Engler и др.) отрицают за ним самостоятельное родовое значение и рассматривают его как одно из подразделений рода *Asparagus*. Соответственно этому и ассимилирующие органы *Myrsiphyllum* обычно трактуются как образования, бесспорно гомологичные иглам *Asparagus*.

В первоначальном диагнозе рода [59] они описываются под названием листьев, но уже Кунт [42] (стр. 35), а позднее Кло [19], Рейнке [45] и др. рассматривают их как стерильные, листовидно расширенные цветоножки. Однако воззрения свои названные авторы ничем не аргументируют.

Более сложную трактовку ассимилирующим органам дает Жуайе [39]. Основываясь на том, что иглы *Asparagus* имеют только одну жилку, а листовидные органы *Myrsiphyllum* — несколько параллельных, он считает, что последние образовались путем срастания пучка расположенных в ряд игол типа *Asparagus*. Иглы же *Asparagus*, по его мнению, — стерильные цветоножки.

Несколько иначе представляет себе происхождение рассматриваемых органов Челяковский [16]. С его точки зрения, они являются принявшими листовидную форму осями соцветия, несущими у своего основания единственный пучок цветов (орахию).

Некоторые же авторы, как Веленовский и Венк, считают листовидные органы *Myrsiphyllum* видоизмененными боковыми ветвями с ограниченным ростом. По теории Веленовского [56], у *Myrsiphyllum* и у *Asparagus* в пазухе каждого чешуевидного кроющего листа имеется пучок органов, среди которых центральное положение занимают главная ветвь или ее дериваты — средняя (самая крупная в пучке) игла у *Asparagus*, листовидный орган у *Myrsiphyllum*. На этих органах у самого их основания помещаются боковые оси, несущие цветы. Таким образом, по Веленовскому, соцветия *Myrsiphyllum* являются боковыми, сидящими на листовидном органе, который в системе органов занимает то же положение, что и соцветие у *Rusceae* (см. стр. 27).

Согласно Венк, ассимилирующие органы *Myrsiphyllum* вполне гомологичны филлокладиям *Rusceae* и тоже развивают свое соцветие на листовидной пластинке, но у самого ее основания.

Следует, однако, заметить, что высказывания сторонников кауломной теории в отношении рода *Myrsiphyllum* остались или совсем не аргументированными или аргументированы слабо.

Более тщательное обоснование своих взглядов дала Арбер [4], распространившая защищаемую ею теорию профилла и на род *Myrsiphyllum*. Арбер, как и Венк, считает его органы ассимиляции гомологами филлокладиев *Rusceae*, но рассматривает те и другие как нижние листья (профиллы), сидящие на укороченных боковых ветвях. Выводы свои Арбер аргументирует тем, что ассимилирующие органы этих растений в своем анатомическом строении обнаруживают сходство с филлокладиями *Rusceae* и что подобные органы имеются при основании некоторых удлиненных ветвей обычного типа.

К точке зрения Арбер присоединился Стефанов [51], указавший в дополнение к ее доводам на важность для установления листовой природы органов ассимиляции таких признаков, как наличие при основании их сочленения и отсутствие вокруг их сосудисто-волокнистых пучков кольца стереомы.

Параллельно с вопросом о природе ассимилирующих органов *Asparageae* и *Rusceae* в литературе разрабатывался вопрос и о причинах и путях замены ими обыкновенных листьев. Уже Декандолль [23] в 1827 г. (стр. 238) высказал предположение, что причиною превращения почек (bourgeon) в листовидные органы была редукция обыкновенных зеленых листьев. Позднее на коррелятивную связь («balancement d'organes») между листовидной формой боковых ветвей и редукцией листьев указывал также Сент-Илэр [47] (стр. 226).

Стройная картина эволюционного развития *Asparageae* и *Rusceae* дана Челяковским [17]. Гипотетическая исходная форма этой группы ему рисуется как растение с ветвистым стеблем и с нормального типа стеблевыми и прикорневыми листьями. Многочисленные соцветия его располагаются на концах главного стебля и ветвей, а также и в пазухах листьев и имеют весьма сложное строение: цветы собраны в пучки (брахии), соединенные в кисти, которые в свою очередь образуют метелки. Позднее стеблевые ассимилирующие листья редуцировались в чешуевидные, и вместо них работу ассимиляции стали выполнять главные оси соцветий. В связи с новой функцией они получили листовидную форму и соответствующее анатомическое строение, однако в ряде случаев не потеряли и функции генеративной. Только у *Danaë* сохранились верхушечные кисти соцветий, но брахии их редуцировались в одиночные цветы. Пазушные же соцветия у этого растения превратились в стерильные филлокладии. У *Semele* верхушечные соцветия исчезли, а боковые эволюционировали

в филлокладии, выполняющие и генеративную функцию: по краям листовидно разросшейся главной оси располагаются брахии, число которых иногда сокращается до одной. В таком случае получается филлокладий, сходный с фертильными филлокладиями *Ruscus*, у которых уменьшение количества брахий до одной постоянно, место же прикрепления этой брахии перемещается на среднюю жилку.

Интересная теория происхождения *Asparageae* (включая *Rusceae*) разработана Бернатским [9—11]. Выводы Бернатского базируются на экологических свойствах и положении ареалов этой группы растений и родственных им мезофильных *Convallarieae*, *Parideae* и *Polygonateae*. По сравнению с названными группами *Asparageae*, по мнению Бернатского,— наиболее молодая триба. Миграция ее на юг и приспособление к засушливому климату и были, согласно автору, причиною замены приспособленных к мезофильным условиям листьев филлокладиями, строение которых характеризуется ярко выраженным ксероморфизмом.

## IV

Изучая морфологическое строение представителей рода *Asparagus*, я обратила внимание на некоторые особенности их, которые плохо согласуются с общепринятым взглядом на ассимилирующие органы этих растений как на органы стеблевого происхождения. Оказались противоречия и с выдвинутой Стефановым теорией, согласно которой иглы *Asparagus* являются дериватами профиллов.

Правильное решение проблемы ассимилирующих органов *Asparagus* неразрывно связано с выяснением происхождения тех мелких тонкопленчатых чешуек, которые нередко развиваются в «пучках» при основании игол и других органов (см. выше). Обычно пара таких чешуек располагается по обеим сторонам «пучка», но нередко последние содержат и другие чешуйки, иногда в довольно большом количестве.

Попытаемся прежде всего установить природу этой пары чешуек. Впервые они были замечены в 1843 г. Доллем [26], который упоминает о них как о кроющих листочках (Deckblätchen) цветов, сидящих в «пучке» по бокам главной ветви. Затем эти чешуйки долгое время не привлекали внимания исследователей, и только спустя 70 лет они снова и независимо от Долля были открыты и правильно оценены Бускалиони [14], который трактует их как профиллы боковой ветви, занимающей центральное положение в пучке органов. Так же рассматривает их Рютер [46], а позднее Арбер (4 и 5).

Обратимся, однако, к прямым наблюдениям над растениями. Очень четко природа чешуек выступает у оригинального африканского вида *Asparagus denudatus* Bak. Иглы у этого растения почти полностью атрофированы, цветы развиваются лишь на более тонких побегах, и из пазух чешуевидных листьев на главном стебле выходят исключительно ветви. При основании каждой из них сидят латерально две чешуйки, соединенные между собою буроватым рубчиком или узкой тонкопленчатой оторочкой (табл. I, фиг. 7). Это соединение, а также наличие у боковых чешуек хорошо выраженных средних жилок ясно показывают, что здесь мы имеем верхнюю часть редуцирующегося профилла. Как известно, типичные профиллы характеризуются присутствием двух сильных боковых жилок и нередко двузубчатой верхушкой. Таким образом, на примере *Asparagus denudatus* можно видеть, что при редукции профилла здесь сохраняются лишь эти верхушечные зубчики в виде отдельных смещенных в боковое положение чешуек.

Приводимые диаграммы их расположения (табл. II, фиг. 1 и 2) делают понятными и более сложные картины строения «пучков», как это наблюдается, например, у *Aspagarus turcomanicus* Iv. (фиг. 3—7). Наиболее просто устроенные пучки, состоящие из одних только игол или из игол и двух цветов, у этого вида чешуек совсем не содержат (фиг. 3) или несут две едва заметные чешуйки *a* и *a'* (фиг. 4), которые, несомненно, являются гомологами соответствующих образований на фиг. 2, т. е. зубчиками редуцированного профилла. Ту же картину мы видим и на диаграмме фиг. 5,

где, однако, пучок состоит из ветви и игол, чешуйки же сильнее смещены в боковое положение. Сложнее обстоит дело на диаграмме фиг. 6, где по обе стороны ветви находится по одному цветку и по две чешуйки. Верхние из них, *a* и *a'*, гомологичны зубчикам профилла, цветы же помещаются в пазухах этих чешуй, между ними и ветвью. В таком случае чешуйки *b* и *b'* следует рассматривать как профиллы при основании цветоножек. Еще более сложный случай представлен на фиг. 7, где в пазухах чешуек *a* и *a'*, смещаясь в направлении книзу, помещаются бугорки, несущие по одному цветку и игле.

Рассмотрим еще диаграмму на фиг. 8, представляющую один из пучков *Asparagus verticillatus* L. Она очень сходна с диаграммой фиг. 5 и принципиально от нее не отличима, но здесь чешуйки *a* и *a'* не сдвинуты на бока ветви, но повернуты друг к другу так, что своими спинками почти соприкасаются между собою.

Наблюдаются пучки и более сложного строения, особенно у некоторых тропических и южноамериканских видов.

Анализируя рассмотренные диаграммы, мы можем установить следующую интересную закономерность: профиллы у *Asparagus* развиваются при основании ветвей и около пучков как единого органа. Точно так же обстоит дело и с кроющими чешуями: пучки как целое всегда помещаются в пазухах кроющих чешуй, будет ли это обычный чешуйчатый лист или чешуйка, развившаяся как профилл для оси другого порядка (фиг. 7). При основании же отдельных игол, составляющих пучок, профиллы и кроющие чешуи обычно отсутствуют.

Таким образом, строение пучка свидетельствует, что пазушными побегами обычно являются не отдельные иглы, а пучки их, и что роль осевого органа здесь играет несущий их бугорок. А если это так, если бугорок есть укороченная боковая ветвь, то нет оснований видеть в иглах что-либо другое, а не измененные листья этого побега.

К мысли о листовой природе игол *Asparagus* пришел и Стефанов (см. выше, стр. 90), на основании особенностей их анатомического строения (отсутствие вокруг радиально расположенных сосудисто-волокнистых пучков кольца стереомы) и способа прикрепления. Последнее доказательство мне представляется особенно важным, так как все органы пучка, стеблевая природа которых не вызывает сомнений (ветви, цветоножки), соединены с несущим их бугорком прочно, без сочленений, иглы же имеют при основании сочленение и у некоторых видов в конце вегетации или на засушливое время года (*Asparagus albus* L.) опадают, оставляя листовой рубчик.

Значение сочленения как доказательства листового происхождения игол Арбер, однако, оспаривает [5], указывая, что такие же сочленения у *Asparagus* имеются и на цветоножках. Разница, по ее мнению, только в том, что иглы имеют сочленения у своего основания, цветоножки же — около середины или у верхушки. Указание Арбер основано, без сомнения, на недоразумении, так как природа сочленений цветоножек совершенно другая, чем игол. Уже Веленовским [56], (стр. 1007) установлено, что верхняя часть цветоножки *Asparagus*, «прикладий», представляет собою вытянутое основание околоцветника, сросшееся с длинной ножкой завязи.

Остановимся подробнее на некоторых особенностях строения пучков органов. Приведенные выше диаграммы и схемы (табл. I, фиг. 1—8) показывают, что каждый пучок может представлять собою или простой укороченный побег (фиг. 3—4), или систему из нескольких генераций укороченных побегов, залагающихся по типу симподиального ветвления в пазухах чешуек — профиллов.

«Простые» пучки обычно содержат только две такие чешуйки или же не имеют их вовсе, но бывают случаи, когда чешуек в пучке наблюдается несколько и даже много. Анализируя строение подобного пучка у *Asparagus albus* L., Стефанов пришел к выводам, существенно разнящимся от сделан-

ных в настоящей работе. Основываясь на том, что у этого вида число чешуек в пучках обычно равняется числу игол или превышает его, Стефанов полагает, что пучки *Asparagus* образовались путем укорачивания междоузлий из удлиненных ветвей, на которых в пазухах чешуевидных листьев сидели одиночные иглы. Таким образом, по Стефанову, чешуйки—это сближенные кроющие чешуи, сидящие на ветвях последнего порядка, иглы же он считает гомологами профиллов.

Гипотеза Стефанова заслуживает серьезного внимания, и, повидимому, некоторые пучки, например те, которые находятся на концах тонких веток у *Asparagus striatus*, так именно и образовались. Действительно, пучки на концах ветвей у многих видов *Asparagus* нередко сближаются, причем количество игол в каждом пучке обычно уменьшается и иногда сокращается до одной. Но это уже вторичные явления, ничего не дающие для понимания генезиса пучка и гомологии составляющих его органов.

В строении же простейших пучков некоторые особенности показывают, что развитие их протекало иначе. Дело в том, что если бы прототипом для пучка действительно послужила удлиненная ветвь со спирально расположенными кроющими чешуями и иглами, то следы спирального расположения игол сохранились бы и на укороченной оси пучка.

На самом же деле этого не бывает, и в положении игол наблюдаются совершенно иные закономерности. На фиг. 15 табл. IV, взятой из работы Венк, изображено строение пучка *Asparagus plumosus*, которое с большой стойкостью повторяется и у других видов *Asparagus*. Схематически строение его передает диаграмма, изображенная на фиг. 16 той же таблицы. Такое расположение органов, весьма характерное для некоторых соцветий цимозного типа, давно обратило на себя внимание исследователей и было одной из основных причин трактовки игол *Asparagus* как цветоножек. Оно с несомненностью показывает, что даже наиболее просто устроенные пучки игол, не содержащие ни цветов, ни ветвей, представляют собою побеги цимозного типа, слагающиеся из стольких осей, сколько в пучке содержится игол. Каждая же ось должна была в прошлом, кроме иглы, нести также профилл, а принимая во внимание расположение цветов в пучках сложного типа, следует думать, что самая ось оканчивалась цветком (табл. II, рис. 14). Такой тип строения обычно хорошо сохраняется в пучках, состоящих из игол и цветов. При исчезновении же цветов получается тип «простого» пучка, содержащего только чешуйки и иглы.

Как известно, при формировании соцветий цимозного типа из побегов с очередным листорасположением, «монохазиев», возможны два случая: или 1) побеги закладываются в пазухах самых нижних листьев, сидящих на осях предыдущего порядка, т. е. профиллов, или 2) в пазухах листьев, следующих за профиллом. В первом случае получается так называемая «извилина» (Wickel немецких авторов) (табл. II, фиг. 9), во втором—«завиток» (Sichel) (табл. II, фиг. 10).

Зигзагообразное расположение игол показывает, что они образовались из побегов, ветвившихся по первому типу, т. е. из пазух профиллов.

Весьма характерно положение в пучке главной ветви (табл. I, фиг. 5). Занимая в нем центральное положение, она является прямым продолжением укороченного побега. Иначе говоря, укороченный побег непосредственно переходит в побег удлиненный. И хотя развитие их обоих протекает или одновременно, или даже формирование ветви предшествует появлению игол в несущем ее пучке, последний остается ясно обособленным и стойко сохраняет характер укороченного побега с неразвитыми междоузлиями. Эта стойкость наводит на мысль, что бугорок пучка, как орган, не способный к линейному росту, является образованием достаточно древним, более древним, чем развивающаяся на нем ветвь.

Между тем образование укороченных вегетативных побегов на надземных органах, столь обычное у двудольных, в классе однодольных встре-

чается не часто. Во всяком случае у лилейных с нормально развитыми ассимилирующими листьями ветвление обычно имеет место только в подземных органах и в соцветиях, под соцветием же надземный стебель остается неветвистым. Искать на нем каких-либо органов, которые могли бы послужить прототипами укороченных побегов *Asparagus*, видимо, бесполезно.

Но если мы обратимся к изучению соцветий однодольных и, в частности, лилейных, то здесь нередко встретимся с образованиями, которые легко можно гомологизировать с укороченными побегами *Asparagus*, а именно с выводковыми почками—луковичками и клубеньками, развивающимися вместо цветов. В самом деле, если мы представим себе выводковую луковичку, чешуи которой, приобретя функцию ассимилирующих органов, позеленели и вытянулись в длину, то мы и получим образование типа пучка *Asparagus*.

Довольно ясный характер позеленевшей луковички с мелкими мясистыми чешуями имеют и теперь пучки игол у южноафриканского *Asparagus stellatus* Bak. (табл. III, фиг. 4).

О генетической связи пучков игол с цветами свидетельствует и замещение их последними, наблюдающееся у некоторых южноафриканских видов. Очень показателен в этом отношении *Asparagus virgatus* Bak., у которого цветы развиваются не в пучках игол, а на месте их, в пазухах обычных чешуевидных листьев (табл. I, фиг. 9). Характерно, что замещению цветами может подвергнуться любой пучок игол независимо от положения его на растении, и если на какой-либо ветви все или почти все пучки окажутся замененными цветами, получается соцветие — кисть обычного ботрического типа.

Такое же замещение наблюдается и у *Asparagus crispus* Lam., но у этого вида на каждой боковой ветви появляется не более одного цветка, занимающего место либо верхушечного пучка игол, либо одного из боковых, чаще всего самого нижнего.

Интересное подтверждение мысли о луковичной природе укороченных побегов *Asparagus* дала находка гербарного экземпляра *Asparagus acutifolius* L., часть пучков которого оказалась превращенной в луковичкообразные органы с мясистыми, почти не окрашенными хлорофиллом чешуями (табл. III, фиг. 8).

С высказанным предположением хорошо согласуется и форма роста представителей рода *Asparagus*, особенно на ранних стадиях развития. Из подземных луковиц, сидящих на крепком корневище, у них выходят неветвистые, покрытые расставленными чешуями стебли, которые лишь в верхней, соответствующей соцветию части начинают ветвиться и развивать в пазухах чешуевидных листьев ассимилирующие органы.

Разобранные выше детали строения пучков как цимозно ветвящихся укороченных побегов дают важные указания и на особенности морфологии луковичек, послуживших для них прототипами. Строение подземных луковиц чрезвычайно разнообразно: встречаются луковицы, состоящие всего лишь из одной чешуи, и луковицы многочешуйные. Эти последние могут представлять собою либо простой моноподиальный побег с укороченными междоузлиями, либо сложное симподиальное образование. Луковицы разного строения иногда развиваются на одном и том же растении, как это наблюдается, например, у тюльпана, *Tulipa silvestris*, луковицы которого изучены Генри (Henry, 1845). Особенно интересен тип луковицы, изображенный у этого автора на фиг. 13—21 его таблицы XVI. Строение ее вполне соответствует тому, которое мы предполагаем для исходного типа пучка *Asparagus*.

Еще более интересные факты дает нам морфология подземных органов самого *Asparagus*. Описание строения их имеется в цитированной выше работе Дютэйи (Dutailly). По наблюдениям этого автора над развитием

*Asparagus officinalis L.*, первая луковица у этого растения образуется уже на проростке (табл. II, фиг. 11—12). Схема строения ее, изображенная на фиг. 13, показывает, что это тоже симподий, каждая из осей которого несет чешуевидный профилл (*c*, *g*, *i*) и похожий на него чешуевидный лист (*e*, *h*), а на верхушке переходит в ортотропный надземный побег (*d*, *f*). Но эта луковица построена по типу «завитка», реконструированная же нами выводковая луковичка должна была быть «извилиной» и вместо надземных побегов нести одиночные цветы.

По мере дальнейшего роста подземные части *Asparagus officinalis* разрастаются и превращаются в крепкое корневище, усаженное по краям и на одном из концов луковицами, которые, начиная с 2—3-го года жизни растения, приобретают сложное строение (табл. II, фиг. 15). Каждая луковица оказывается состоящей из мелких луковиц (*e*, *f*, *g*, *h*, *i*, *j*), расположенных по тому же принципу, что и иглы пучка, т. е. по типу «извилины».

Таким образом, и в строении подземных луковиц *Asparagus* мы находим черты строения, общие с укороченными побегами, несущими иглы.

Попытаемся же теперь на основании приведенных данных восстановить картину эволюции ассимилирующих органов *Asparagus*. Наиболее полно развитые первичные луковички должны были иметь строение типа извилины. Далее расщепление нижнего профилла на две боковые чешуйки повлекло за собою заложение в его пазухах двух почек и, таким образом, вызвало раздваивание извилины.

Дальнейшая эволюция, связанная с позеленением луковичных чешуй, во многих случаях принесла с собою замену цветов удлиненными побегами и редукцию профиллов. Наименее стойкими оказались профиллы при более молодых, слабее развитых иглах пучка; первый же профилл проявил сравнительно большую устойчивость.

Рисуя этот процесс как эволюцию, я должна, однако, оговориться, что имею в виду лишь теоретическую преемственность от форм более примитивных к более новым. В действительности же вполне возможно, что уже первичные луковички с самого начала своего появления в соцветии исходной формы рода *Asparagus* были неодинаковыми и в той или иной мере редуцированными.

Заканчивая обзор морфологического строения пучков, я должна остановиться еще на одной детали. В литературе в качестве доказательства стеблевой природы игол иногда указывается на тот верно подмеченный факт, что при развитии в пучке удлиненной ветви средняя игла пучка обычно исчезает, и ветвь как бы становится на ее место. Это обстоятельство толковали как замещение иглы ветвью. В действительности же, с моей точки зрения, дело обстоит здесь следующим образом. В пазухе чешуевидного кроющего листа, сидящего на главной оси, развивается только один побег: или удлиненная ветвь или луковица, точнее—первая ось симподия луковицы, несущая среднюю иглу. И ветвь и луковица развиваться вместе не могут, ибо пазушная почка только одна, но ветвь замещает не иглу, а ось несущего ее укороченного побега. Следующие почки закладываются уже в пазухах раздваивающегося профилла, и положение их от замены ветви укороченным побегом не изменяется.

Что же было причиной замены настоящих ассимилирующих листьев листовидными чешуями выводковых луковичек? Уже Бернатским, как мы видели выше, было обращено внимание на ксероморфизм строения ассимилирующих органов *Asparageae* и *Rusceae*, и развитие их взамен настоящих листьев было поставлено в связь с аридными условиями на территориях их ареалов. Действительно, обе эти трибы свойственны преимущественно засушливым областям Средиземья, Центральной Азии, Индии и южной Африки, и, в частности, род *Asparagus* центром своего типового разнообразия имеет южную Африку (Капланд), к которой по богатству основных типов (секций) примыкают Индия и Средиземье. Между тем большинство других

представителей подсем. *Asparageae* является типичными мезофитами, свойственными преимущественно лесным областям восточной Азии.

В связи с этим эволюция рода *Asparagus* мне рисуется следующим образом. Его исходная форма, генетически связанная с древними *Asparageae*, обитавшими в мезофильных условиях, приспособляясь к аридному климату материка, лежавшего к югу от Тетиса, потеряла, подобно ряду других ксерофитов (*Spartium junceum*, *Eremosparton*, *Calligonum*, *Ephedra*), свои мезофильного строения листья, или они стали рано отмирать, и основным органом ассимиляции у нее сделался стебель. Вследствие этого продуктивность накопления органической массы должна была понизиться, и в ходе дальнейшей эволюции могли получить перевес формы, способные увеличивать свою ассимилирующую поверхность. При таких условиях явления позеленения выводковых луковичек и прорастания их на материнском растении могли быть подхвачены отбором и сделаться постоянными.

Представление о пучках ассимилирующих органов *Asparagus* как о видоизмененых луковичках проливает свет и на происхождение шпорцев при основании кроющих чешуевидных листьев (табл. I, фиг. 7—8).

Последние изучались Бускалиони (Buscalioni), который пришел к выводу, что шпорец является дериватом листовой пластинки, а находящаяся над ним часть чешуи есть язычок листа (lingula). Свое заключение он основывает главным образом на сходстве анатомического строения поперечных разрезов иглы и шпорца *Asparagus Sprengeri*. Взгляды Бускалиони на строение шпорца разделяет и Арбер.

Мне эта точка зрения представляется совершенно неправильной. Редуцированные чешуевидные листья однодольных, как правило, соответствуют листовому влагалищу, и нет оснований предполагать, что здесь дело обстоит иначе. Иглы я считаю измененными луковичными чешуями и, следовательно, гомологичными тоже листовому влагалищу, но отнюдь не пластинке листа. Таким образом, и анатомическое сходство с иглами (если оно действительно есть) не может быть доказательством развития из листовой пластинки.

Образование же шпорцев, повидимому, следует поставить в связь с тем обстоятельством, что появление выводковых луковичек у некоторых лилейных, например у *Gagea*, иногда сопровождается мешковидным выпячиванием оснований листьев, в пазухах которых эти луковички помещаются. Лучше всего шпорцы развиты у лазающих видов *Asparagus*, которым они помогают цепляться за окружающие растения. На связь развития шпорцев именно с лазанием стебля, уже отмечавшуюся в литературе, указывают как распределение их по растению, так и степень развития у близких, но разнящихся формой роста видов. Обращает на себя внимание, что у лазающих видов шпорцы в большинстве случаев имеются только на главном стебле и иногда на наиболее крупных ветвях, т. е. на тех именно органах, которые и являются лазающими, короткие же ветви шпорцев обычно не имеют. Характерно и то, что в сериях близких видов, заключающих и лазающие и прямостоячие формы, шпорцы у первых развиты значительно лучше. Это можно хорошо видеть, например, при сравнении лазающих *Asparagus neglectus* Kar. et Kir. и *A. bucharicus* Iljin с прямостоячим *A. pseudoscaber* Grecescu или *A. verticillatus* L. и *A. cochinchinensis* (Lour.) Merill (лазающие) с *A. schoberioides* Kunth (обычно прямостоячий).

Так как весьма многие виды *Asparagus*, принадлежащие к различным секциям рода, а также и виды рода *Myrsiphyllum* являются лазающими и нередко вьющимися растениями, можно думать, что и предковые формы как рода *Asparagus* в отдельности, так и трибы *Asparageae* в целом, тоже имели вьющийся или лазающий стебель.

Сделав такое предположение, не трудно допустить, что и то небольшое выпячивание основания листа, которое возникло как непосредственный

результат развития луковички, могло оказаться биологически полезным и развиться в специальный орган.

Это предположение полностью согласуется со взглядами Дарвина на происхождение и развитие вьющихся и лазающих растений, высказанными в его классическом труде «The movements and habits of climbing plants». («О движениях и повадках лазящих растений»), где он утверждает, что предковые формы всех лазающих растений были, по всей вероятности, растениями вьющимися и что они лишь впоследствии приобрели специальные органы лазания, позволяющие им более крепко держаться за окружающие предметы и подниматься в высоту с меньшей затратой строительного материала.

Правильность нашего предположения о происхождении шпорцев *Asparagus* хорошо подтверждается их анатомическим строением. Согласно Бускалиони и Жуайе, сосудисто-волокнистый пучок, входящий в чешуевидный лист из стебля, сразу загибается в шпорец (табл. IV, фиг. 14), внутри его делает снова перегиб и поднимается кверху. Ксилема при этом остается обращенной к центру шпорца. Пучок в шпорце иногда расщепляется [39] (стр. 36—37): в нисходящем колене—на три, в восходящем—на три—пять—семь отдельных пучков. Такое строение ясно указывает, что здесь мы действительно имеем выпячивание листового основания, но никак не листовую пластинку. Раз образовавшись, шпорцы в некоторых случаях приобрели, повидимому, и другую функцию, функцию органа защиты от поедания животными (*Asparagus acicularis* Iv. и др.). Соответственно новым требованиям, форма и распределение шпорцев у этих видов уже иные: шпорцы у них очень колючие, игловидные и развиты как на главном стебле, так и на ветвях.

Серьезным возражением против высказанных здесь взглядов на причины образования шпорцев у *Asparagus* мне представлялось присутствие таких же шпорцев при основании кроющих чешуевидных листьев у южноафриканских лилейных *Bowiea volubilis* Harv. (табл. I, фиг. 10) и видов рода *Schizobasis* Bak. Эти растения, так же как и *Asparageae*, не имеют нормальных ассимилирующих листьев (или они рано засыхают), и работу ассимиляции у них выполняют главным образом ветви соцветия. У *Schizobasis* они сохраняют обычное строение и несут цветы, у *Bowiea* развиваются в специальные органы ассимиляции, похожие на многократно рассеченные листья с узкими линейными долями. Большинство из них остается стерильным, но некоторые имеют на верхушках цветы или рудименты последних.

Соцветия *Bowiea* и *Schizobasis* строго ботрические и никаких признаков замещения цветов луковичками не обнаруживают. А между тем шпорцы у их чешуевидных листьев небольшие, но вполне развитые, похожие на шпорцы *Asparagus virgatus* Bak.

Каково же отношение этой группы растений к *Asparageae?* По строению цветка и по общему облику род *Schizobasis* настолько близок к роду *Asparagus*, что некоторые виды его даже относились к этому последнему. Так, *Schizobasis intricata* Bak. Тунбергом была определена как *Asparagus micranthus*, а *Sch. cuscutoides* Bak. последним автором (Бекером), выдающимся знатоком сем. *Liliaceae*, первоначально описана под названием *Asparagus cuscutoides*. Но плоды у *Schizobasis*—растрескивающаяся шаровидная многосемянная коробочка, и по этому формальному признаку его относят к другим группам *Liliaceae* (по Энглеру—к *Asphodeloideae*). Вряд ли, однако, подобное место в системе соответствует действительным филогенетическим связям этого рода. В самом деле, консистенция плодов очень изменчива, и сочные и сухие плоды иногда встречаются у более или менее близко родственных типов, иногда даже в пределах одного и того же рода (*Peganum, Chenopodium* и др.). Сочность же ягод и у некоторых видов

*Asparagus*, например у обычного *A. officinalis*, весьма незначительна, и я считаю вполне возможным включить род *Schizobasis* в трибу *Asparageae*.

Сравнение его с *Asparagus virgatus*, пучки игол которого, как отмечалось выше, легко замещаются цветами, образуя ботрические соцветия (кисти и даже метелки), показывает, что и тип строения *Schizobasis* не трудно вывести из типа *Asparagus virgatus*.

В самом деле, предположим, что у растения типа *A. virgatus* замещению цветами подверглись все пучки игол. В таком случае мы получим форму с безлистным стеблем и с метельчатым ботрическим соцветием, у которой только присутствие шпорца на чешуевидных листьях будет указывать на строение его предковой формы. Это именно мы и видим у *Schizobasis*. Остальные же отличия названного рода от *Asparagus*, повидимому, являются вторичными. Так, отсутствие прикладия (вытянутого основания цветка, имеющего вид верхнего членика цветоножки) стоит, по всей вероятности, в связи с глубоким ксероморфизмом его представителей, ибо редукция и даже исчезновение прикладия наблюдаются и у некоторых пустынных видов *Asparagus (Asparagus Breslerianus, A. turkestanicus* и родственные ему виды*)*. Превращение же ягодообразного плода в сухую коробочку, быть может, явилось следствием суживания верхней части околоцветника, благодаря которому развитие плода стало протекать внутри его трубочки, и плод сделался мало заметным для животных.

По аналогии с *Schizobasis* генетическую связь с родом *Asparagus* можно предполагать и у *Bowiea*, хотя цветы последней более своеобразны.

Ассимилирующие органы второго представителя трибы *Asparageae*— рода *Myrsiphyllum* по общему облику больше похожи на филлокладии *Rusceae,* чем на иглы *Asparagus* (табл. 1, фиг. 6). Однако строение цветов и положение ареала (южная Африка), совпадающее с центром типового разнообразия *Asparagus*, свидетельствуют о генетической близости между этими родами. Соцветия *Myrsiphyllum* закладываются и развиваются, как и у *Asparagus*, при основании ассимилирующих органов, как бы в пазухах между этими органами и их кроющими чешуями. Имеется ряд общих черт и в строении их органов ассимиляции.

Относительно происхождения последних Стефанов и Арбер уже указали на ряд важных аргументов, доказывающих, что ассимилирующие органы *Myrsiphyllum* представляют листовидно разросшиеся профиллы укороченных боковых побегов. Особенно ценными аргументом в пользу теории профилла мне представляется положение их в системе органов, когда рядом с ними в пазухе кроющей чешуи вместо укороченного побега, несущего соцветие, развивается удлиненная ветвь (табл. III, фиг. 5 и 6). В таких случаях листовидный орган ясно занимает место профилла этой ветви. Листовая природа его подтверждается отсутствием стереомы вокруг сосудисто-волокнистых пучков и наличием сочленения при основании (Стефанов). В полном соответствии с теорией профилла стоят и другие особенности их анатомического строения: каждая из жилок состоит только из одного коллатерального пучка, обращенного ксилемой в сторону предполагаемого укороченного побега, несущего ассимилирующий орган.

Исключением из этого правила является *Myrsiphyllum undulatum,* более сильные жилки которого, как утверждает Арбер, содержат по нескольку радиально расположенных сосудисто-волокнистых пучков, т. е. имеют сходство со стержнем стебля. Факт этот, с точки зрения теории профилла, довольно загадочен. Впрочем, следует иметь в виду, что стеблевые черты строения наблюдаются и у других филлодиев, например у так называемых мечевидных листьев [18]. Ассимилирующие же органы *Myrsiphyllum,* будучи производными профилла, т. е. органа, гомологичного базальной части листа, тоже являются филлодиями.

Гомологизируя органы ассимиляции *Myrsiphyllum* с профиллами, Арбер указывает интересный случай существования у лилейных органа, состоя-

щего почти исключительно из сравнительно крупного профилла. Это особые почки, помещающиеся в пазухах листьев, расположенных под соцветием одного из австралийских представителей подсем. *Asparagaceae—Rhipogonum album* R. Br. (табл. III, фиг. 7). Аналогия с *Rh. album* как нельзя лучше свидетельствует о том, что и прототипами органов ассимиляции *Myrsiphyllum* послужили выводковые почки, находившиеся в соцветии его предковой формы. В самом деле, упомянутые почки *Rh. album* представляют собою не что иное, как выводковые луковички, замещающие кисти цветов и состоящие только из одной чешуи, которая и по форме, и по положению почти не отличима от профиллов при основании соцветий. На одном из виденных мною гербарных образцов этого растения наблюдаются образования и промежуточного характера: луковички, состоящие из профилла и рудиментарного соцветия (табл. III, фиг. 8).

Такие же луковички-профиллы развиваются и у новозеландского *Rhipogonum scandens* R. Br.

Сходного строения выводковые луковички, состоящие только из укороченного побега с верхушечной почечкой, зачаточного соцветия и из крупного профилла, образующего их единственную чешую, имеются также в соцветиях *Cyperus alternifolius* L. (Eichler, табл. III, фиг. 9) и в несколько усложненном виде у *Gagea*.

Таким образом, и приведенные аналогии подтверждают полную возможность предположения, что ассимилирующие органы *Myrsiphyllum* являются филлодиями, образовавшимися путем разрастания единственной чешуи—профилла выводковых луковичек.

Не таково происхождение листовидных органов трибы *Rusceae*. Выше, при обзоре литературы, уже приводились многочисленные и разнообразные аргументы, с несомненностью доказывающие их стеблевую природу. Особенную ценность в этом отношении представляют факты онтогенетического развития, сообщаемые Дютэйи и Венк. Эти же самые факты не оставляют сомнения и в том, что прототипами для ассимилирующих органов *Rusceae* послужили тоже выводковые почки соцветий.

Лучше всего гомология цветов и ассимилирующих органов выступает на ранних стадиях развития филлокладиев у *Danaë racemosa*. Как видно на фиг. 8 табл. IV, зачатки тех и других почти тождественны и закладываются одинаково. Те же рисунки дают указание, что выводковые почки предковой формы *Danaë* представляли собою не луковички, а недифференцированные на органы клубеньки (табл. IV, фиг. 1).

Наша гипотеза подтверждается и формой роста всего растения, которая у *Danaë* имеет много общего с формой роста *Asparagus*: также имеется крепкое ползучее корневище, выпускающее ортотропные надземные побеги, внизу безлистные, а в верхней части напоминающие позеленевшее метельчатое соцветие. Присутствие у молодых растений зеленых прикорневых листьев нормального строения и отсутствие каких-либо листовых органов, даже чешуй, в нижней части стебля рисуют нам предковую форму рода как растение, по общему строению напоминающее, например, ландыш, виды *Liriope, Ophiopogon* и т. п., имеющие безлистный стебель—стрелку и хорошо развитые прикорневые листья. Представляет интерес корреляция в строении выводковых почек (клубеньков) и корневища, тоже не развивающего луковиц.

Систематическая близость к *Danaë* рода *Semele* несомненна. Она подтверждается и строением цветов, и наличием у молодых растений нормальных прикорневых листьев, и обычным отсутствием верхушечных филлокладиев. Но в процессе онтогенетического развития стеблевая природа филлокладиев у *Semele* выступает яснее, так как на них сохраняются и рудименты листовых органов (табл. IV, фиг. 11—13).

Род *Ruscus* по строению ассимилирующих органов (табл. I, фиг. 1) занимает промежуточное положение между *Danaë* и *Semele:* его стериль-

ные филлокладии на всех стадиях развития похожи на филлокладии *Danaë*, но на фертильных сохраняется и зачаток листа. Ранние стадии развития филлокладиев *Ruscus* изображены на фиг. 2—7 табл. I.

Сложный путь эволюции ассимилирующих органов *Rusceae* (цветок→ выводковая почка→филлокладий) и непосредственное происхождение из органов, подвергшихся сильнейшей редукции, хорошо объясняют нечеткость их анатомического строения, не дающего ясных указаний на стеблевую природу этих образований. Особенно трудным для выяснения их генезиса оказалось расщепление центрального цилиндра на систему параллельных друг другу цилиндров и отдельных коллатеральных пучков. По всей вероятности, первоначальное строение стебля в клубеньках было уже в значительной мере утрачено, и анатомическая структура филлокладиев создавалась заново, применительно к новым функциям развивающегося органа, и естественно приближалась к типу строения настоящих листьев.

Впрочем, распадение центрального цилиндра там, где оно почему-либо полезно для растения, наблюдается иногда и в стеблях нормального типа: известно, например, что у лиан, независимо от их систематического положения, центральный цилиндр при вторичном утолщении стебля обычно расщепляется на отдельные тяжи (Габерландт, стр. 646) [36].

Но самым загадочным в строении филлокладиев представляется инверсия в положении сосудисто-волокнистых пучков.

Я полагаю, что эта ненормальность является следствием вторичных изменений в строении филлокладиев. Дело в том, что на первых этапах своей эволюции, когда из более или менее шаровидного или овального клубенька начал формироваться листовидный орган, он, по всей вероятности, продолжал занимать в пазухе кроющей чешуи свое первоначальное положение, т. е. торчал кверху. В таком случае его обращенная к стеблю сторона должна была быть поставленной в худшие условия освещения, чем сторона, обращенная наружу. Последняя, таким образом, играла роль стороны «физиологически верхней». В дальнейшем, по мере развития и закрепления «листовых» особенностей и увеличения размеров филлокладиев, положение их на растении должно было измениться опять-таки в сторону сходства с настоящими листьями: из органов ортотропных они должны были превратиться в органы плагиотропные, причем обращенной к свету, «физиологически верхней», стала теперь сторона, обращенная ранее к стеблю. Если предположить, что к этому времени анатомическое строение филлокладиев оказалось уже более или менее сформированным, станут понятными и их современные особенности. Хлорофиллоносная паренхима, как ткань, наиболее тесно связанная с фотосинтезом и вместе с тем очень пластичная, быстро перестроилась, применившись к новым условиям. Эпидермис, повидимому, еще находится в стадии перестройки, так как находящиеся в нем устьица, вместо того чтобы быть приуроченными к нижней стороне, располагаются у *Ruscus* на обеих сторонах равномерно (Бернатский), а у *Danaë* бóльшая часть устьиц, лежащих на верхней стороне филлокладия, уже потеряла способность к функционированию (Шафер). Пучки же продолжают сохранять свое первоначальное положение.

Возможно, что с несовершенством адаптации филлокладиев к их новому положению связан и тот факт, что у некоторых *Rusceae* пластинки их располагаются не горизонтально, а вследствие скручивания основания поворачиваются на ребро. Выше, при обсуждении вопроса об условиях, в которых протекало превращение выводковых почек *Asparagus* в органы ассимиляции, было высказано предположение, что оно связано с приспособлением исходной формы рода к аридным условиям юга. Приуроченность ареала *Rusceae* к Средиземью, где они обитают на обширной территории от Ирана до Атлантического океана, позволяет сделать такое же предположение и в отношении названной трибы, ибо и Средиземье в третичное время было колыбелью богатой и разнообразной ксерофильной флоры.

## V

Итак, мы пришли к заключению, что ассимилирующие органы *Asparageae* и *Rusceae* представляют собою дериваты выводковых почек, развивающихся в соцветиях их исходных типов. Позеленение этих почек и превращение в органы, морфологически и физиологически сходные с листьями, было следствием потери предковыми формами не приспособленных к аридным условиям настоящих ассимилирующих листьев и произошло при переходе их из областей с влажным лесным климатом в засушливые области субтропических и тропических саванн и пустынь.

В трибе *Rusceae* ассимилирующие органы всех ее представителей гомологичны друг другу и представляют собою метаморфизированные осевые части выводковых почек, т. е. являются действительно филлокладиями или кладодиями, как их обычно и называют.

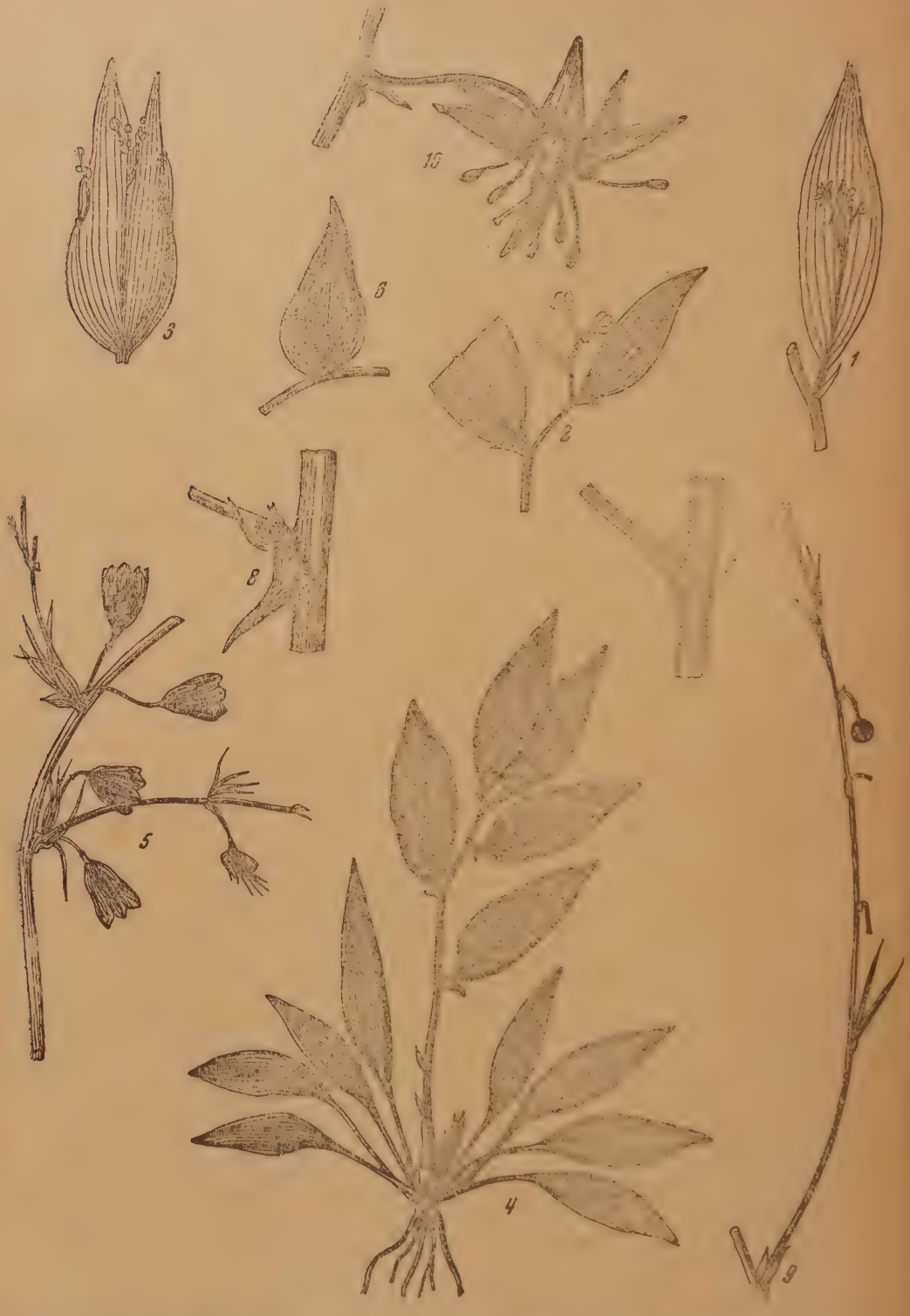
У *Asparageae* они развились из луковичных чешуй и, следовательно, являются образованиями листового происхождения—филлодиями. Филлодии *Myrsiphyllum,* однако, не гомологичны филлодиям *Asparagus*: первые соответствуют профиллу укороченного побега, тогда как филлодии *Asparagus* являются производными других луковичных чешуй, профиллы же при них сохраняются в виде маленьких тонкопленчатых чешуек.

Разнообразие генезиса листовидных органов у *Asparageae* и *Rusceae,* по всей вероятности, обусловилось различиями в строении выводковых почек, послуживших для них прототипами. Однако это разнообразие не может служить единственным критерием для решения вопроса о степени филлогенетической близости *Asparageae* к *Rusceae.* Выводковые почки чрезвычайно разнообразны, и строение их может быть весьма различным даже у близко родственных форм. Прекрасным примером может служить *Globba* (сем. *Zingiberaceae*), выводковые почки которого изучались Доктерс ван Леевеном [25]. У одного из трех исследованных им видов, *Globba strobilifera Z.* et M., выводковые почки оказались состоящими их корневых клубеньков зачаточного растения, несущих крошечную почечку. Второй вид, *Globba maculata* Bl., имел выводковые почки, представлявшие собою маленькие растеньица с одним или несколькими корневыми клубеньками и с одним или несколькими побегами. У третьего же вида, *Globba paucibracteata* Ball., выводковые почки состояли из маленького, лишенного корневых клубеньков корневища и единственного побега.

Возможно поэтому, что обе трибы, *Asparageae* и *Rusceae*, возникли и развились независимо друг от друга, имея среди древних типов лилейных совершенно независимых предков. Однако наличие у них ряда общих морфологических признаков не исключает возможности, что обе эти трибы эволюционировали как две викарирующие ветви, связанные общностью происхождения: *Rusceae* развивались в Средиземье, *Asparageae*—на древнем континенте, лежавшем к югу от Тетиса. Насколько верно это предположение, может решить только систематическое изучение подсем. *Asparageae* в целом.

В заключение отмечу, что наши выводы о происхождении ассимилирующих органов *Asparageae* и *Rusceae* в значительной мере совпадают со взглядами, ранее высказанными Челяковским, для которого эти органы тоже были дериватами ветвей сложно устроенного соцветия.

ТАБЛИЦА I

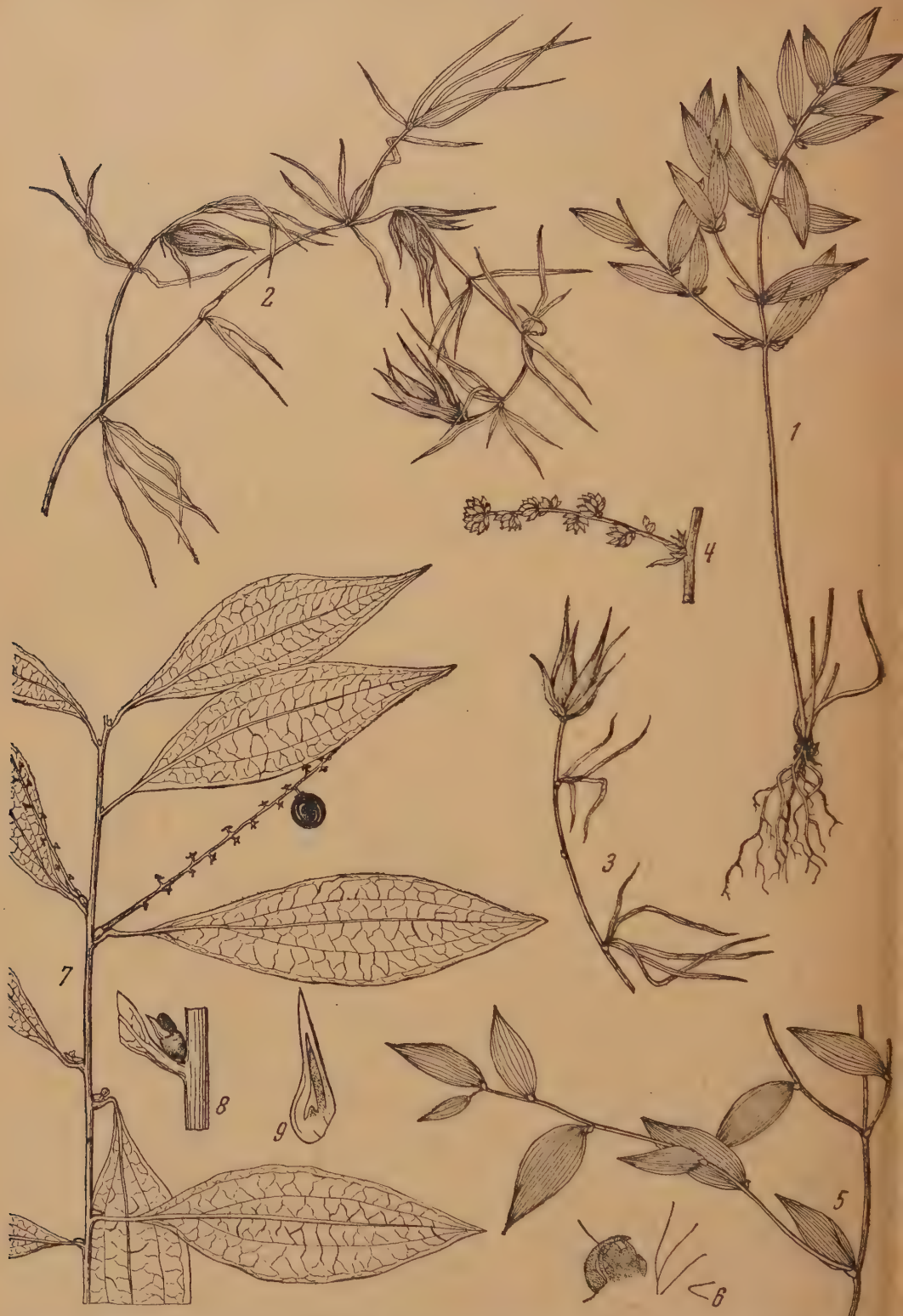


*1. Ruscus aculeatus* L.: филлокладий с соцветием. *2. Danaë racemosa* (L.) Moench.: соцветие и филлокладии. *3* и *4. Semele androgyna* (L.) Kunth: филлокладий с соцветиями и молодое растение с первыми корневыми листьями. *5. Asparagus neglectus* K. et K.: пучки игол с цветами и ветвями. *6. Myrsiphyllum asparagoides* (L.) Willd.: филлокладий с соцветием. *7. Asparagus denudatus* Bak.: профилл и кроющий чешуевидный лист. *8. Asparagus Sprengeri* Rgl.: то же. *9. Asparagus virgatus* Bak.: ветвь. *10. Bowiea volubilis* Harv.: цветок и кроющий лист со шпорцем. (*1, 2, 3, 6* — по Веленовскому, *4* — по Рейнке, остальные с натуры.)

ТАБЛИЦА II

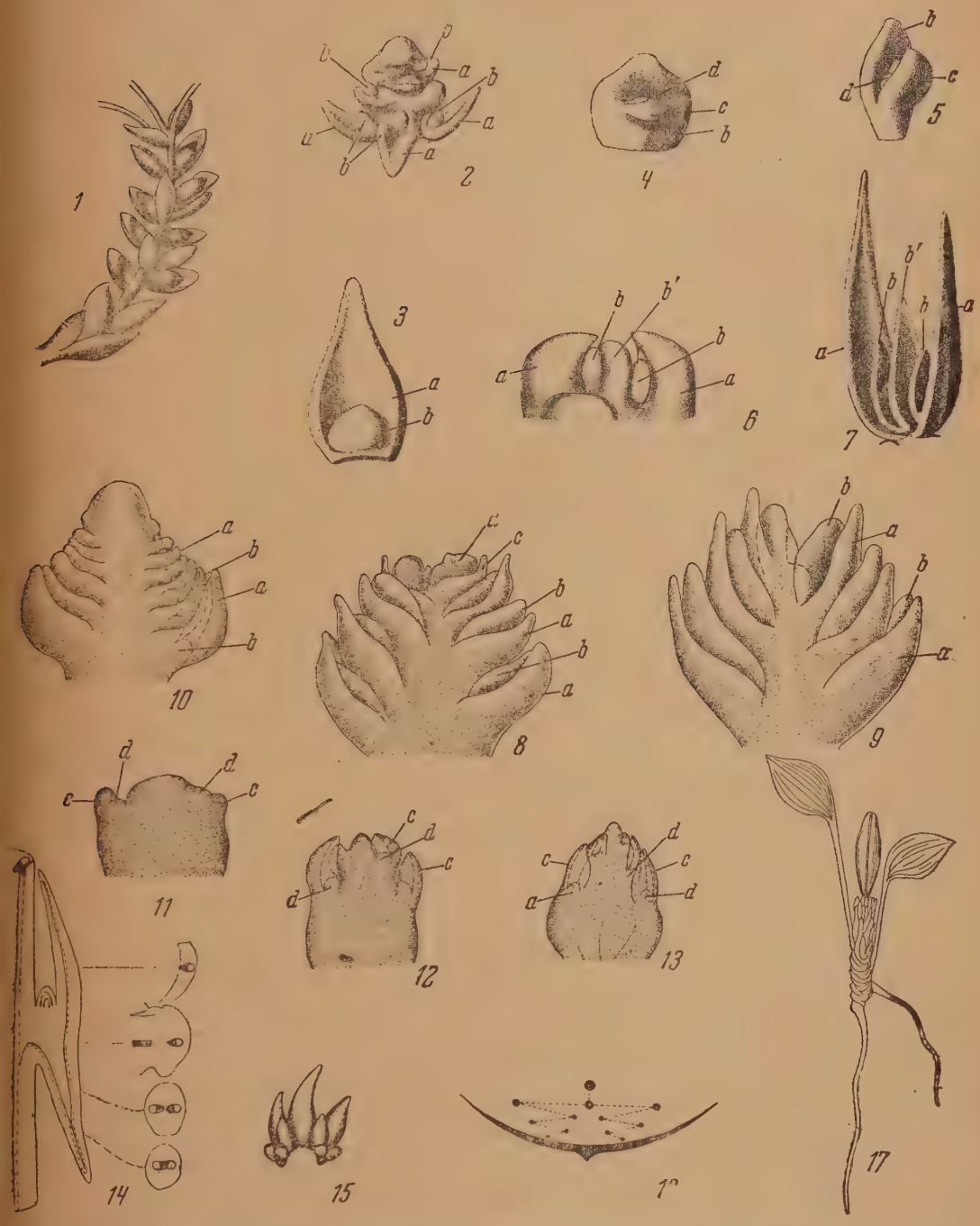
*1—2.* Диаграмма расположения органов у основания ветви *Asparagus denudatus* Bak. *3—7.* Диаграммы пучков игол *Asparagus turkomanicus* Iv. *8.* Диаграмма пучка игол *Asparagus verticillatus* L. *9.* Схема строения соцветия-извилины. *10.* Схема строения соцветия-завитка. *11—12.* Проросток *Asparagus officinalis* L., вид снаружи и в разрезе: *c, g* — профиллы; *e, h, i* — луковичные чешуи; *d, f* — наземные стебли. *13.* То же, схема. *14.* Отдельная ось цимозного соцветия (схема). *15.* Сложная луковица на корневище *Asparagus officinalis* L.; *e—j* — вторичные луковички. (*11—12* и *15* — по Дютэйи, остальные с натуры.)

ТАБЛИЦА III




*1. Ruscus aculeatus* L.: молодое растение. *2* и *3. Asparagus acutifolius* L.: тератологическое изменение пучков игол. *4. Asparagus stellatus* Bak.: пучки игол. *5. Myrsiphyllum asparagoides* (L.) Willd.: ветвь с листовидным профиллом. *6.* То же в молодом состоянии. *7* и *8. Rhipogonum album* R. Br.: ветвь с соцветиями и выводковыми луковичками и отдельная выводковая луковичка с рудиментарным соцветием. *9. Cyperus atternifolius* L.: продольный разрез выводковой луковички. (*8* — по Эйхлеру, *6* — по Венк, остальные с натуры.)

ТАБЛИЦА IV



. *Globba marantina* L.: нижняя часть соцветия с выводковыми почками. 2. *Ruscus Hypophyllum* L.: верхушка молодой ветви с зачаточными чешуевидными листьями (*a*) и зачатками филлокладиев (*b*). 3. *Ruscus Hypophyllum* L.: чешуевидный лист (*a*) с зачатком филлокладия (*b*). *4—5. Ruscus Hypophyllum* L.: молодой филлокладий с зачатком соцветия (*d*) и его кроющего листа (*c*). 6. *Ruscus Hypoglossum* L.: верхушка молодой ветви: чешуевидные листья (*a*) и зачатки боковых (*b*) и верхушечного филлокладиев (*b'*). 7. *Ruscus Hypophyllum* L.: то же, более поздняя стадия. 8. *Danaë racemosa* (L.) Moench.: верхушка молодой цветоносной ветви: *a* — чешуевидные листья, *b* — зачатки филлокладиев, *c* — прицветник, *d* — зачаток цветка. 9. *Danaë racemosa* (L.) Moench.: верхушка молодой стерильной ветви (обозначения те же). *10. Semele androgyna* (L.) Kunth: верхушка молодой ветви (обозначения те же). *11—13. Semele androgyna* (L.) Kunth: молодые филлокладии: *d* — зачатки соцветий, *c* — их кроющие листья. *14. Asparagus Sprengeri* Rgl.: схема продольного и четырех поперечных разрезов через шпорец. *15. Asparagus plumosus:* пучок молодых игол. *16.* То же, диаграмма расположения игол в пучке. *17. Danaë racemosa* (L.) Moench.: молодое растение с прикорневыми листьями. (*1* — по Эйхлеру, *2—5* и *7* — по Дютэйи; *6*, *8—13* и *15—16* — по Венк; *14* — по Жуайе; *17* — по Шаферу).

## Литература

[1] Дарвин Ч. О движениях и повадках лазящих растений. Перев. Петровского под ред. Тимирязева. 1900.—[2] Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. Тр. СПб. бот. сада, XXIX, 1, 1908.—[3] Arber Agnes. *Danaë, Ruscus* and *Semele*: a morphological study. Ann. of Bot., XXXVIII, 1924, 229.—[4] Arber Agnes. *Myrsiphyllum* and *Asparagus:* a morphological study. Ann. of Bot., XXXVIII, 1924, 635.—[5] Arber Agnes. The «Needles» of *Asparagus* with special reference to *A. Sprengeri* Reg. Ann. of Bot., XLIX, 1935, 337.—[6] Askenasy E. Botanisch-morphologische Studien. 1. Beiträge zur Kenntniss der flachen Stämme. Frankfurt, 1872, 19.—[7] Baker. Revision of the Genera and Species of *Asparagaceae*. Journ. of Linn. Soc., XIV, 1875.—[8] Baillon H. Histoire des plantes. XII (Série des Asperges). Paris, 1894, 414.—[9] Bernatsky. Adatok a *Ruscus* Genus vegetativ Szerveinek Ismeretéher. (Zur Kenntnis der Vegetationsorgane der Gattung *Ruscus*.)—[10] Bernatsky. A *Ruscus*-phyllocladium morphologiai értelmezése anatomiai alapon. Math. és Természettud. Értesitö, XXI, 1903, 177.—[11] Bernatsky. Das *Ruscus*-Phyllocladium. Engler's Bot. Jahrb., XXXIV, 1905, 161.—[12] Braun A. Ueber Polyembryonie und Keimung von Caelebogyne. Vegetative Sprossbildung im Samen oder der Eiknospe. Abh. K. Akad. Wiss. zu Berlin aus d. Jahre 1859. Berlin, 1860.—[13] Bravais L. et A. Disposition des inflorescences. Ann. d. Sc. nat. sér. 2, VII, 1837.—[14] Buscalioni L. Ancora sui cosi detti cladodi delle *Asparagaceae*. Boll. d. Acc. Gioenia d. Sci. Nat. in Catania, ser. 2, fasc. XXXI, 1914, 2—12.—[15] Cauvet. Note sur la communication de Duval-Jouve. Bull. Soc. Bot. de France, XXIV, 1887, 161.—[16] Čelakovsky L. O kladodiich Asparagei (rodû *Danaë, Semele, Ruscus* a *Asparagus*). Rozpravy České Akad. Cis. Franz Jos. Ročn. II, třida II, č. 27, 1893, 1.—[17] Čelakovsky L. Ueber die Kladodien der Asparageen (автореферат). Engler's Bot. Jahrb., XVIII, 1894. Literaturbericht, 30.—[18] Chermezon H. Les Cypéracées à feuilles ensiformés. Bull. Arch. Bot., III, 5 (1929), 73.—[19] Clos. Cladodes et axes ailés. Extraits des Mém. Acad. de Sciences. Toulouse, sér. 5, V, 1861, 31.—[20] Danek G. Morphologische und anatomische Studien über die *Ruscus-, Danaë-* und *Semele*-Phyllokladien. Beih. Bot. Centralbl., XXIX, 1, 1913, 357.—[21] Danek G. Neue Beiträge zur Deutung der *Ruscus*-Phyllocladien. Beih. Bot. Centralbl., XXXII, 1, 1915, 97.—[22] Darwin Deutung der Charles. The movements and habits of climbing plants. London, 1937.—[23] De Candolle Aug.-Pyr. Organographie végétale, 1827. [24] Dickson A. On the occurence of Foliage-leaves in *Ruscus (Semele)* androgynus; with some structural and morphological Observations. Transact. Bot. Soc., Edinburgh, 1886, 130.—[25] Docters van Leeuwen W. Ueber Infloreszenzbulbillen in den Zingeberaceen-Gattung: *Globba*, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg., XXXI, 1921, 1.—[26] Döll. Rheinische Flora, 1843.—[27] Dutailly M. G. Recherches sur le développement des Asparaginées. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences, 25-me session. Carthage (Tunis), 1896, II, 1897, 327.—[28] Dutailly M. G. Sur la signification des cladodes du *Ruscus aculeatus*. Bull. Soc. Linn., n. 20, 1878, 151.—[29] Duval-Jouve M. J. Étude histotaxique des cladodes du *Ruscus aculeatus* L. Bull. Soc. Bot. de France, XXIV, 1877, 143.—[30] Eichler A. W. Ueber einige Inflorescenzbulbillen. Jahrb. d. k. Bot. Garten u. d. Bot. Museums zu Berlin. I, 1881, 171.—[31] Engler. *Liliaceae* in Engler u. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, II, 5. 1888, 76.—[32]. Falkenberg. Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen. Stuttgart, 1876, 56.—[33] Fournier M. Eug. Sur quelques anomalies des *Ruscus*. Bull. Soc. Bot. de France, IV, 1857, 758.—[34]. Gilliland H. B. Anomalous stem structure in *Ruscus aculeatus* Linn. Trans. et Proceed. Edinb. Bot. Soc., XXX, 4, 1931, 284.—[35] Goebel K. Organographie der Pflanzen. 3 Aufl., 1—3 Teil. Jena, 1928—1933.—[36]. Haberlandt. Physiologische Pflanzenanatomie. Das Dickenwachstum der Lianenstämme. VI Aufl., 1924, 646.—[37] Henry A. Beiträge zur Kenntnis der Laubknospen. Dritte Abteilung: *Tulipa silvestris, Gagea arvensis* and *stenopetala*. Nov. Act. Acad. Caesar. Leop.-Carol., XXI, 1845, 276.—[38] Hooker J. D. *Bowiea volubilis*. Bot. Mag., ser. 3, XXIII, 1867, tab. 5619.—[39] Joyeux L. Recherches anatomiques, systématiques et écologiques sur les *Asparagus*. Mém. Acad. R. Belgique, Cl. Sc., 2 sér., X, № 6, 1929.—[40] Joyeux L. Valeur morphologique du cladode chez Ruscées. Mém. Acad. R. Belg. Cl. Sc., 2 sér., IX, collect. in 8°, 1928, 65. А также: Arch. Inst. Bot. de Univers. de Liège. VII, 1928.—[41] Koch W. D. J. Sinopsis Florae germanicae et helveticae. Francofurt, 1837.—[42] Kunth. Enumeratio plantarum, V. 1850.—[43] Linnaeus C. Species plantarum. 1753.—[44]. Nees ab Esenbeck. Genera plantarum florae Germanicae, II, 1843.—[45] Reinke J. Die Assimilationsorgane der Asparageen. Jahrb. wiss. Bot., 31. 1898, 20.—[46] Rüter Elisabeth.. Ueber Vorblattbildung bei Monokotylen. Flora, N. F. 10, 1918, 193.—[47] Auguste de St. Hilaire. Morphologie végétale, 1840.—[48] Schacht H. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der flächenartigen Stammorgane. Flora, 1853, 459.—[49] Schloz E. Entwicklungsgeschichte und Anatomie von *Asparagus officinalis* L. 50 Jahresber. d. k. k. Staats-Realschule, VII B., Wien, 1901. 4.—[50] Schulze R. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Liliaceen etc. Engler's Bot. Jahrb., XVII, 1893, 294.—[51] Stefanoff B. Ueber das morphologische Wesen der Phyllokladien bei *Asparagus* L. Bull. Soc. Bot. de Bulgarie. V, 1932, 63.—[52] Szafer W. Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* (L.) Mönch. Oesterr. Bot. Zeitschr., Jahrg. LX, 1910, 254.—[53] Turpin. Essai d'une iconographie élémentaire et philosophique des végétaux avec un texte explicatif. Paris. 1820.—[54] Van Thieghem. Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des *Danaë, Ruscus* et *Semele*. Bull. Soc. Bot. de France, 2 sér., VI, XXXI, 1884, 81.—[55] Velenovsky G. O Phyllokladiich rodû *Danaë*. Rozpravy České Akad. Cis. Franz Jos., Ročn. I, třida II, 1892.—

[56] Velenovsky G. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag, 1910.—[57] Velenovsky J. Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen. Beih. Bot. Zentralbl., XV, 1903, 257.—[58] Webb P. B. et Berthelot S. Histoire naturelle des îles Canaries, III partie, sectio III, 1836—1850, 319, 325.—[59] Willdenow C. L. Nähere Bestimmung einiger Liliengewächse... Ges. Naturf. Fr. Berl. Mag., II, 1808, 25.—[60] Wydler H. Morphologische Beiträge. 7. Ueber die sogenannten Blätterbüschel von *Asparagus*. Flora, N. R., Jahrg. III, G. R., Jahrg. XXVIII, 1845, 470.—[61] Zweigelt F. Vergleichende Anatomie der *Asparagoideae, Ophiopogonoideae, Aletroideae, Luzuriagoidee* und *Smilacoideae*, nebst Bemerkungen über die Beziehungen zwischen *Ophiopogonoideae* und *Dracaenoideae*. Denkschr. d. k. Akad. d. Wissensch., Wien, Mathem.-naturw. Klasse, LXXXVIII, 1913.—[62] Zweigelt F. Was sind die Phyllokladien der Asparageen? Oesterr. Bot. Zeitschr., LXIII, 1913, 313, 408.

N. A. IVANOVA

## The assimilation organs in the tribes *Asparageae* and *Rusceae*

Summary

Up to the present the foliaceous organs in the *Asparageae* (*Asparagus*, *Myrsiphyllum*) and the *Rusceae* (*Ruscus*, *Danaë*, *Semele*) are considered by different authors to have originated in various ways. Some interpret them as modified axialy organs (the caulome theory), while according to others they are leaves that coalesced with the floral axis (the phyllome theory). The correctness of the caulome theory with regard to the tribe *Rusceae* is supported by numerous facts, while the assimilation organs of the *Asparageae* appear to represent modified leaves of the shortened lateral shoots. In the author's opinion the assimilation organs in both tribes are derivatives of brood buds which in the inflorescences of their ancestral forms instead of flowers developed into brood tubers in the *Rusceae* and into brood bulbs in the *Asparageae*, the «needles» of *Asparagus* corresponding to the bracts of multibracteate bulbs of the sympodial tips, and the leaf-like organs of *Myrsiphyllum* to the bract-like prophyllum of the monobracteate bulb. The spurs occurring on the scale-like leaves of *Asparagus* developed into climbing organs from small pouch-like outgrowths at the bases of these leaves, owing to the formation of brood buds in their axils. The replacement of the normal leaves in the ancestral forms of *Asparagus* and *Rusceae* by phyllodes and phylloclades respectively was a consequence of the adaptation to an arid climate: the normal leaves disappeared and the stem became the chief organ of assimilation. Thus, the elaboration of organic substances decreased and in the course of evolution forms provided with supplementary assimilation organs may have prevailed. In the plants under discussion such organs happened to be the brood buds of the inflorescence which became green and began to increase in size and finally developed into organs much similar to true leaves and performing their physiological functions.

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров. Подписано в печать 28/VIII 1942 г.
Печ. лист. 2¾ Тираж 950 экз. Л82039 5,3 уч.-издат. л. Заказ № 455 Цена 12 руб.

18-я типография треста «Полиграфкнига». Шубинский пер., д. 10

Цена 12 руб.